

5

ABHANDLUNGEN

ZUR

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER TIERE

VON

DR. ALEXANDER GOETTE,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG I. E.

FÜNFTES HEFT.

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES FLUSSNEUNAUGES (PETROMYZON FLUVIATILIS).

ERSTER THEIL.

HAMBURG UND LEIPZIG.

VERLAG VON LEOPOLD VOSS.

1890.

Goette

4^o Zool.

145^s/5

ABHANDLUNGEN
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER TIERE

VON
DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG I. E.

FÜNFTE HEFT.

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES FLUSSNEUNAUGES (PETROMYZON FLUVIATILIS).
ERSTER THEIL.

HAMBURG UND LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1890.

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DES
FLUSSNEUNAUGES
(PETROMYZON FLUVIATILIS)

VON

DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG I. E.

ERSTER THEIL.

MIT HOLZSCHNITTEN UND NEUN LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

HAMBURG UND LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.

1890.



Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
Die primären Keimschichten	2
Die Mesodermplatten und die Chorda	8
Der Schwanz	35
Bombinator igneus	40
Rana temporaria, Bufo cinereus, Pelobates fuscus	43
Triton cristatus, Triton taeniatus, Siredon pisciformis	46
Die Mesomeren	48
Die Seitenplatten	51
Die Kopfnieren	54
Das Herz	61
Die Bildung des Bluts	66
Der Darm	68
Der Mitteldarm	69
Der Afterdarm	76
Das Gefäßsystem	77
Die Leibeshöhle	82
Litteraturverzeichnis	90
Erklärung der Abbildungen	92

Es scheint mir für die folgenden Darstellungen vorteilhaft, die Bestimmung einer Anzahl von aufeinanderfolgenden Perioden vorzuschicken, deren kurze Analyse dazu dienen soll, bei der Untersuchung eines Körperteils die gleichzeitigen Veränderungen der übrigen Teile des Embryo und der Larve sich zu vergegenwärtigen. Bildlich sind diese Perioden durch die Mediandurchschnitte bezeichnet, welche auch die äußere Gestalt soweit nötig erkennen lassen.

1. Periode. Sie umfaßt die Entwicklungszustände der Blastula und Gastrula bis zum Schwunde der Keimhöhle. (Fig. 1—4.)

2. Periode. In dem kugeligen Embryo durchzieht die Urdarmhöhle konzentrisch zu seiner dorsalen Oberfläche das Entoderm in einem Halbkreise. Es beginnt die Sonderung der Mesodermplatten und die Anlage des Zentralnervensystems. (Fig. 5.)

3. Periode. Der Embryo streckt sich in der Regel und wird birnförmig mit spitzem Hinterende. Erweiterung des Vorderdarms mit taschenförmiger Anlage der Leber; Verdickung der Medullarleiste. (Fig. 6.)

4. Periode. Die Rückenwand unwächst die Entodermmasse in mehr als einem Halbkreise und tritt in der Medianebene leistenförmig hervor, am stärksten am Kopfende. Die Medullarleiste beginnt sich vom übrigen Ektoderm abzuschnüren; Ablösung der Chorda und Quergliederung des Mesoderms. (Fig. 7.)

5. Periode. Der Kopf wächst abwärts stärker hervor, mit ihm verlängert sich der Vorderdarm. Das Hirn-Rückenmark wird hohl, es erscheinen die Anlagen der Hirn- und Spinalnerven, der Ohren und Augen. Es sondern sich die Seitenplatten und die ersten Kiementaschen. (Fig. 8.)

6. Periode. Der bis zur Leberanlage reichende cylindrische Vorderkörper krümmt sich hakenförmig vor dem noch kugeligen Hinterleib. Neben der Fortentwicklung der schon genannten Teile beginnt die Herzbildung. (Fig. 9.)

7. Periode. Nachdem sich der Vorderkörper gerade gestreckt, zieht sich auch der Hinterleib allmählich cylindrisch aus und läßt den Schwanz hervortreten. Die Entwicklung des Maules und des Darms, der Kreislauforgane und des Blutes, der Kiemen und der Nieren charakterisiert diese letzte Periode, welche trotz ihrer verhältnismäßig großen Ausdehnung nicht wohl in kleinere Abschnitte zerlegt werden kann. (Fig. 10—12.)

Die primären Keimschichten.

Unmittelbar vor dem Beginn der Urdarmbildung ist die Blastula der Neunaugen folgendermaßen beschaffen. Die Keimhöhle ist größer als der halbe Embryo und exzentrisch dem Scheitelpol genähert, so daß sie in der oberen Hemisphäre der Blastula von einer dünnen gewölbten Decke, in der unteren Hälfte von einer dicken, aber ebenfalls schalenförmigen Keimmasse umschlossen wird. (Fig. 1.) Die kleinen Zellen der Decke liegen im Zentrum derselben oder um den Scheitelpol einschichtig, weiter abwärts mehrschichtig, so daß der dicker werdende Rand der Decke unter allmählicher Vergrößerung der Zellen unmerklich in die großzellige untere Keimmasse übergeht.

An einer Stelle des Umfangs der letzteren erhebt sich darauf ein sehr merklich nach außen vorragender Vorsprung, in welchen die Mikromerenbildung von oben her viel weiter vorgedrungen ist als am übrigen Umfange. Es ist offenbar dieselbe Bildung, welche schon M. SCHULTZE abgebildet und CALBERLA als „Wulst“ bezeichnet hat (Nr. 15, Nr. 3). Sie verstreicht aber sehr bald, nachdem gerade unter ihr, also etwa zwischen dem Rande der Keimhöhle und dem Gegenpol, die erste Andeutung des Urdarmes sichtbar geworden ist.

Diese besteht in einer queren, halbmondförmigen Furche, welche aufwärts gegen den Vorsprung oder die künftige Rückenseite des Embryo durch eine wulstige Lippe begrenzt wird, deren seitliche Fortsetzungen aber nach unten gegen die spätere Bauchseite unmerklich verstreichen. Dies hängt damit zusammen, daß die Furche, indem sie sich taschenförmig vertieft, dabei die Richtung konzentrisch zu der oben bezeichneten Rückenfläche des Embryo einschlägt, also ventralwärts flach ausläuft. Diese spaltförmige Tasche ist die Urdarmhöhle, ihre äußere Öffnung das Prostoma. (Fig. 2. 3.)

Indem die Urdarmhöhle in der angegebenen Weise von unten her in die dicke Keimmasse eindringt, trennt sie einen dünnen dorsalen Teil derselben von einem dicken ventralen, welche natürlich zu beiden Seiten der Höhle zusammenhängen. In jener dorsalen Decke der Urdarmhöhle zeigt sich gleich anfangs eine Trennung in eine äußere und eine innere Zellschicht. Die erstere erweist sich als eine unmittelbare Fortsetzung der Keimhöhlendecke und besteht gleich dieser aus zwei Zellenlagen, welche sich erst allmählich in eine einzige verteilen; diese ganze kontinuierliche Keimschicht wird zum Ektoderm. Unter ihm liegt in der Rückenwand des Embryo das dorsale Entoderm, aus mehreren Lagen etwas größerer Zellen zusammengesetzt.

Von der Rückenwand aus setzt sich die Sonderung der beiden Schichten seitlich auch über die übrige dicke Keimmasse bis zum Rande des Prostoma fort, wo das alsdann die ganze Oberfläche bildende Ektoderm in das innere, die Urdarmhöhle einschließende massige Entoderm umbiegt. Dieses Ziel der Keimschichtung wird aber erst vollständig erreicht, nachdem die Anlage des Urdarmes nahezu oder ganz fertig ist; und dies geschieht in der Weise, daß die enge Höhle in der angegebenen Richtung nach vorn und konzentrisch zur Rückenfläche sich fortdauernd ausdehnt, also auch die sie umgebende entodermale Zellenmasse dieselbe Bewegung ausführt. (Fig. 3. 4.) Dabei wird die ganze Entodermmasse dorsalwärts gehoben und an der Innenseite der ektodermalen Keimhöhlendecke weiter vorgeschoben, bis sie mit der andern, relativ ruhenden Hälfte des Entoderms zusammentrifft.

Natürlich wird die Keimhöhle durch diese Umlagerung des Entoderms successiv verdrängt und zum Schwunde gebracht; zuletzt sah ich sie dem Prostoma gegenüber, ganz vom Entoderm umschlossen, genau an der Stelle liegen, wo bald darauf das erweiterte blinde Kopfbende der Urdarmhöhle sich befindet. (Fig. 4. 5.)

Die Vorgänge, welche die geschilderte Sonderung der beiden primären Keimschichten von *Petromyzon* herbeiführen, habe ich keine Veranlassung anders zu deuten, als ich es vor Jahren zuerst für die Amphibien that (Nr. 4). Die sichtbaren Verschiebungen der Keimmassen sind weder auf aktive amöboide Bewegungen der Zellen zu beziehen, noch können sie mit einer eigentlichen Wachstumsbewegung infolge Massenzunahme identifiziert werden, da es an jedem Nachweise solcher Erscheinungen fehlt. Dagegen ist in der Verschiebung, welche bei einer jeden Zellteilung notwendig eintreten muß (Nr. 4, 5), und welche man während der Bildung der ersten Blastomeren unmittelbar sehen kann, eine vollkommen ausreichende Ursache für die zu erklärenden Vorgänge nicht zu verkennen. Denn bei der Verteilung und Andauer der Zellteilungen in der Blastula müssen sich die unmerklichen einzelnen Verschiebungen zu einer Massenbewegung summieren, wie sie uns aus den Lageveränderungen der Keimteile ersichtlich wird. Endlich dürfte die ebenfalls sichtbare Schmelzung der die Zellen anfangs dicht erfüllenden Dotterkörner mit der langen Dauer jener Teilungen im innigsten ursächlichen Zusammenhange stehen.

Auf diese Weise kann die beschriebene Embryonalentwicklung auf eine einheitliche Kraftquelle zurückgeführt werden. Sie wird aber durch diese und die Zellenbewegungen allein keineswegs erklärt, da sie sich nicht als irgendeine formlose, sondern als eine solche Massenbewegung darstellt, welche, in bestimmten, gesetzmäßigen Richtungen auseinandergehend, die bewegten Massen ebenfalls in bestimmte Formen bringt, in verschiedene Teile sondert und diese gesetzmäßig ordnet. Die Embryonalentwicklung ist also eine ganz bestimmt organisierte Arbeitsleistung der bei den Zellteilungen sich fortdauernd auslösenden elementaren Bewegungen, indem diese unter ganz bestimmten Bedingungen ihrer Richtung und Stärke, also auch ihrer gegenseitigen Beziehungen formbildend wirken. (Formbedingungen.)

Ich habe schon in einer früheren Abhandlung auseinandergesetzt, welches die Formbedingungen sind, welche die Umbildung des noch ungeteilten Eies zur einschichtigen und dann zur zweischichtigen Embryonalform oder zur Blastula und Gastrula bei allen Polyplastiden bestimmen (Nr. 6). Die Keimblase wird durch die ausschließlich oder überwiegend radiär verlaufenden Teilungen des Eies bedingt, indem die daraus hervorgehenden, radiär keilförmigen Blastomeren sich gleichzeitig verkürzen und verbreitern, dadurch aber sowohl die zentrale Keimhöhle hervorrufen als auch die sie umschließende Blastoderm konzentrisch ausdehnen. Die Gastrulation dagegen ist die Folge der bestimmten örtlichen Verschiedenheiten jenes Vorgangs. In der durch den Scheitelpol bezeichneten oberen Eihälfte teilen und verkleinern sich die Blastomeren, sei es vom Anfang an oder später, schneller als in der anderen Eihälfte um den Gegenpol herum, und daher überwiegt auch die konzentrische Ausbreitung der oberen Hemisphäre des Blastoderms, und bewegen sich deren Blastomeren oder die Mikromeren in mehr oder weniger zusammenhängender Schicht abwärts gegen die sich wenig verändernde untere Keimmasse (Makromeren), welche sie alsdann bekanntlich entweder „ein-

stülpen“ oder „umwachsen.“ Die vorher einheitliche konzentrische Bewegung der ganzen Keimmasse wird also infolge ihrer Ungleichheit zuletzt in zwei entgegengesetzte Richtungen zerfällt: während sie an der Peripherie in eine gegen das Prostoma gerichtete Zusammenziehung der Mikromerenschicht übergeht, nimmt die Zellenbewegung der von ihr eingeschlossenen (eingestülpten oder umwachsenen) Masse eine entgegengesetzte Richtung an. Die sich entgegengesetzt bewegenden Massen trennen sich aber dementsprechend in die zwei primären Keimschichten.

Sowie aber schon an der Blastula die Formbedingung der Gastrula, nämlich die Ungleichheit beider Hemisphären kenntlich ist, zeigen sich bei den Bilateralien auch schon im Beginn der Gastrulation die Formbedingungen der ganzen späteren Bilateralsymmetrie der Organisation. Eine vollkommen gleichmäßige Gastrulation ergibt die regelmäßige Strahlform des Organismus, wobei das Prostoma mit dem Gegenpol zusammenfällt und zwischen diesem und dem Scheitelpol kongruente Meridiansegmente liegen. Die bilaterale Grundform, welche jede Kongruenz ausschließt, muß daher in einer entsprechenden Ungleichheit der Gastrulation wurzeln. Ist dieselbe sehr frühe kenntlich, so erfolgen Umwachsung und Einstülpung zuerst oder stärker in einem bestimmten Meridian (künftige Medianebene), und wird das Prostoma mehr oder weniger deutlich, früher oder später exzentrisch. Damit hängt aber zusammen, daß der durch die Gastrulation erzeugte Urdarm ebenfalls von der regelmäßigen Form und Lage in der Scheitelachse abweicht.

Angesichts dieser Auffassung von dem allgemeinen Zusammenhang der ersten Embryonalentwicklung der Bilateralien ist es nicht schwer, ihn in dem Entwicklungsverlauf der Neunaugen trotz aller Besonderheiten desselben wiederzufinden. Schon seit SCHULTZE wissen wir, daß die Blastomeren der Neunaugen von Anfang an um den Scheitelpol etwas kleiner, Mikromeren sind, welche sich gegenüber den darunter liegenden Makromeren durch schnellere Teilungen bald noch mehr verkleinern, so daß die Keimhöhle eine exzentrische Lage erhält. Mögen nun der dicke Boden und selbst die dünne Decke dieser Höhle durch einzelne konzentrische Teilungen mehrschichtig werden, so behalten doch radiäre Teilung und konzentrische Ausdehnung der Keimmasse das Übergewicht, wie sich aus der Vergrößerung der Keimhöhle erkennen läßt. Zugleich wirkt aber schon die Ungleichheit beider Hemisphären in dem vorhin angegebenen Sinne mit; jene Ausdehnung überwiegt im Bereich der Mikromeren, und zwar entsprechend der allmählichen Abstufung der Mikromeren zu den Makromeren am meisten um den Scheitelpol und abwärts abnehmend. Dies ergibt sich unzweideutig daraus, daß die Mitte der Keimhöhlendecke sich am meisten aufbläht und verdünnt, indem sie durch das Hinabrücken eines Teils ihrer Zellen einschichtig wird, und daß ferner diese Veränderung allmählich nach unten fortschreitet.

Noch deutlicher wird dieser Vorgang im Verlaufe der Gastrulation, welche an dem bilateralen Embryo der Neunaugen natürlich ungleichmäßig, zuerst und stärker an der künftigen Dorsalseite sich vollzieht. Ist es einmal für die frühern Entwicklungsstufen der Blastula festgestellt, daß ein Teil der Mikromeren der Keimhöhlendecke bis in den Boden dieser Höhle hinabrückt, und finden sich darauf solche Mikromeren in dem beschriebenen, an einer Seite dieses Bodens entstehenden Vorsprunge, dem künftigen Rücken, vor, so ist der Schluß wohlberechtigt, daß dieser Vorsprung eben aus einer Anhäufung der dort scheinbar entstehenden und hinabrückenden Mikromeren hervorging.

Wir sahen ferner, daß sobald unter ihm die Urdarmhöhle auftritt, um sich konzentrisch zur Rückenfläche aufwärts auszubreiten, in der dadurch abgespaltenen Rückenwand oder dem abschwellenden

Vorsprunge sich die beiden Keimschichten, des Ekto- und des Entoderm, trennen. Das Ektoderm als ausschließliche Fortsetzung der anstoßenden Keimhöhlendecke, setzt auch die Ausbreitung der letzteren nach unten fort; denn es wird bis zum Prostomiarande fortschreitend dünner und einschichtig (Fig. 1—4). Das Entoderm dagegen, welches sich ihm durch den Umschlag an der dorsalen Prostomalippe anschließt, dehnt sich von dort aus längs der Innenfläche des Ektoderms gerade in umgekehrter Richtung aufwärts aus. Faßt man aber diese gleichzeitigen Erscheinungen zusammen, und vergleicht sie mit den frühern, so ergibt sich, daß die am künftigen Rücken überwiegend starke Ausbreitung der Mikromeren über die Makromeren oder deren „Umwachsung“, nachdem sie dort zuerst eine Anstauung der Zellen herbeigeführt, am Rande der letztern in eine rückläufige Bewegung der innern, tiefen Zellschichten übergeht, welche man als „Einstülpung“ zu bezeichnen pflegt. Es ist aber wohl zu beachten, daß die dadurch geschaffene erste Anlage des dorsalen Entoderms keineswegs erst durch die Einsenkung der Urdarmhöhle ins Innere gelangt; sie war vielmehr, wie die Mediandurchschnitte lehren, schon in den tiefern Schichten des beschriebenen Vorsprungs vorhanden und jedenfalls schon durch die vorausgehende „Umwachsung“ von seiten der hinabrückenden Mikromeren dorthin gelangt. (Vgl. Fig. 1. 2.) Folglich entsteht sie im Beginn der sogenannten „Einstülpung“ in der That durch eine „Abspaltung“ von der mit ihr vorher zusammenhängenden peripherischen Schicht oder dem dorsalen Ektoderm. Und da dies zeitlich zusammentrifft mit dem Anfang der genannten rückläufigen Bewegung, so ist eben in der entgegengesetzten Bewegung der äußern und innern Schicht des Vorsprungs die natürliche Ursache ihrer Abspaltung von einander zu erblicken; sowie anderseits die Aufwärtsbewegung des dorsalen Entoderms längs der noch relativ ruhenden zentralen Makromerenmasse vollkommen genügt, um die Trennung dieser beiden Schichten und so die Bildung der Urdarmhöhle zu erklären.

Wie man sieht, beginnt die „Einstülpung“ des Urdarms bei *Petromyzon* genau ebenso wie bei den Teleosteen und den Amphibien: der von mir beschriebene „Randwulst“ der erstern und die „Randzone“ der letztern sind demnach vollkommene Homologa des dorsalen Vorsprungs der Neunaugen, welcher also füglich ebenfalls „Randwulst“ genannt werden könnte. Der Ausdruck „Einstülpung“ für die erste Anlage des Urdarms bei allen diesen Wirbeltieren ist daher nur in dem weitern Sinn statthaft, daß dadurch die Homologie mit einer wirklichen Einstülpung anderer niederer Tiere und insbesondere der verwandten niedern Chordaten (*Amphioxus*, *Tunicaten*) bezeichnet wird. Denn denken wir uns die Blastulawand der Neunaugen einschichtig wie bei jenen Chordaten, so würde die besprochene Anlage des dorsalen Entoderms thatsächlich durch eine wirkliche Einstülpung entstehen, d. h. es würde auch schon die der Einbuchtung des Urdarms vorausgehende „Umwachsung“ jener Anlage im Randwulst und vollends dessen Spaltung sich als Einstülpung darstellen.

An der Bauchseite vollzieht sich die Gastrulation der Neunaugen viel langsamer als am Rücken und ausschließlich als Umwachsung der Makromeren durch die Mikromeren (Fig. 3. 4. 5). Denn aus den Mediandurchschnitten geht unzweifelhaft hervor: 1. daß die Mikromeren weder mit einem Schlage, noch zerstreut an der ventralen Oberfläche erscheinen, sondern von der früheren Keimhöhlendecke her allmählich abwärts vorrücken, 2. daß die letztere viel zu groß ist, um bloß in das dorsale Ektoderm der fertigen Gastrula überzugehen, folglich sich auch über die ventrale Makromerenmasse verschieben muß, 3. daß endlich die Mikromeren sich während der Gastrulation andauernd verkleinern, also notwendigerweise auch verschieben, und so die ganze Schicht sich immer weiter ausbreitet. Nach

der vorausgeschickten Erläuterung der dorsalen „Einstülpung“ ist aber ein wesentlicher Unterschied in der Gastrulation der verschiedenen Keimregionen nicht vorhanden: Umwachsung und Einstülpung gehen vollständig Hand in Hand und unmerklich ineinander über. Die Umwachsung und Spaltung im Randwulst werden durch die in der Medianebene fortschreitende Anlagerung des Entoderms an die Keimhöhlendecke oder das Ektoderm, also durch eine augenfällige Einstülpung fortgesetzt, und diese geht wiederum seitlich in eine Umwachsung der ventralen Körperpartie über.

So zeigt sich auch im vorliegenden Falle, daß in den vergleichbaren Entwicklungsprozessen verschiedener Tiere das Gemeinsame sich in dem allgemeinen ursächlichen Zusammenhange der aufeinanderfolgenden Bildungen findet, während ihre äußere Erscheinung in vielen oder allen Einzelheiten auseinandergehen kann. In jenen allgemeinen „Vorgängen“ beruht die Homologie, in der besondern „äußeren Erscheinung“ die Divergenz. Die Homologie in der Keimschichtenbildung der verglichenen Chordaten sehe ich in der überwiegenden konzentrischen Ausbreitung der Mikromerenmasse, welche daher die trägeren Makromeren ins Innere drängt und einschließt, die Divergenzen zeigen sich in der Ein- und Vielschichtigkeit der Blastula und der damit zusammenhängenden einfachen „Einstülpung“ und anderseits der „Umwachsung“ in Verbindung mit einer teilweise abgeänderten Einstülpung.

Doch bedarf ein Punkt noch einer besonderen Erläuterung. Es gibt zu keiner Zeit eine bestimmte Grenze zwischen Makro- und Mikromeren, indem sie jederzeit durch Zwischenstufen miteinander verbunden sind. Und bei der unleugbar an allen Blastomeren, nur in sehr verschiedenem Maße stattfindenden Teilung und Verkleinerung läßt sich nicht einmal die Wahrscheinlichkeit bestreiten, daß einige der an jene Zwischenstufen angrenzenden Makromeren sich diesen anpassen und letztere wiederum in Mikromeren übergehen. Ich behaupte dies in vollkommener Übereinstimmung mit der von mir schon längst bekannt gegebenen Ansicht, daß die fortschreitenden Sonderungen in der Embryonalentwicklung der Tiere in letzter Instanz nicht sowohl auf ursprünglich verschiedene Eigenschaften der einzelnen Embryonalzellen zurückzuführen sind, sondern wesentlich auf die verschiedenen Existenz- und Entwicklungsbedingungen derselben nach Form, Lage u. s. w., in welche sie durch die allgemeinen Entwicklungsvorgänge geraten. (Nr. 4, S. 560 u. flg.) Bei einigen Tieren gelingt es allerdings, die Grundlagen der Keimschichten und selbst viel spätern Bildungen schon von den jüngsten Entwicklungsstufen des Keimes an auseinanderzuhalten, aber nur deshalb, weil eine geringe Anzahl seiner Zellen oder eine aufsordentliche Größenverschiedenheit derselben das Übergreifen aus einer Gruppe in die andre erschweren oder hindern. Für die Mehrzahl der Tiere — und dazu gehören auch die Wirbeltiere — trifft dies aber nicht zu. Ihre Embryonalzellen sind nicht von Anfang an in unveränderliche Gruppen getrennt, sondern es werden deren Grenzen und somit das Schicksal der einzelnen Zellen in den Grenzgebieten erst durch den Verlauf der Entwicklung bestimmt.

Deshalb können in unsrem besonderen Fall die Mikro- und Makromeren der frühern Stufen keineswegs mit dem späteren Ektoderm und Entoderm oder irgend welchen andern bestimmten Keimteilen identifiziert werden. Sie sind vielmehr nur der jeweilige Ausdruck eines fortschreitenden Entwicklungsvorgangs, der Gastrulation, so daß die Mikromerenbildung allerdings nicht auf die Keimhöhlendecke beschränkt bleibt, sondern auf angrenzende Makromeren übergreift, anderseits aber doch, wie es namentlich an der Bauchseite deutlich hervortritt, von der Keimhöhlendecke aus successiv sich abwärts ausbreitet und so die sichtbare Zellenverschiebung und Massenbewegung, die Umwachsung und Einstülpung bedingt.

Dies ist also die Wirkung nicht von ursprünglich und spezifisch verschiedenen Zellen und Zellengruppen, sondern eines allgemeinen, im ganzen Keim sich abspielenden, aber bestimmt organisierten Vorgangs, dessen Fortschritt in der Ausbreitung der Mikromerenbildung sichtbar wird.

Bei einer solchen Auffassung der Gastrulation kann von der wirklichen und vollkommenen Trennung der zwei primären Keimschichten, des Ektoderms und Entoderms, natürlich erst die Rede sein, nachdem der ganze Vorgang beendet ist. (Nr. 4, S. 54.)¹

Die Entwicklung der Keimschichten erfolgt also bei *Petromyzon* in der That durch dieselben Vorgänge, welche auch der Gastrulation aller übrigen Polyplastiden zu Grunde liegen; und ihre Besonderheit bei den Neunaugen stimmt ziemlich genau mit derjenigen bei den Amphibien überein, indem in beiden Fällen die vorherrschend vertretene „Umwachsung“ sich mit einer dorsalen „Einstülpung“ verbindet.

Diese Auffassung liefse sich jedoch den früheren Darstellungen desselben Gegenstandes nicht entnehmen. M. SCHULTZE verdanken wir die Kenntnis der äußeren Erscheinungen, der Einsenkung des Urdarms und des Schwundes der Keimhöhle. Doch ist seine sowie die sich ihm anschließende Darstellung BALFOURS und CALBERLAS über die erste Keimschichtenbildung von *Petromyzon* zu summarisch, um eingehender besprochen werden zu können.

SCOTTS Beobachtungen beschränken sich auf die junge Blastula mit noch nicht völlig entwickelter und die Gastrula mit bereits in Rückbildung begriffener Keimhöhle. Was er über die dazwischen liegenden Zustände selbständig vorbringt, ist teils unrichtig, teils ganz unverständlich. So soll von der Keimhöhlendecke nur die äußerste Schicht zum Ektoderm werden, die tiefere Schicht aber zum Entoderm und Mesoderm (Nr. 18 S. 116. 119), während gleich darauf diese selben Keimteile als Einstülpungsprodukte bezeichnet werden (S. 120). Auch hält er ebenso wie CALBERLA den von ihm abgebildeten einschichtigen Zustand des dorsalen Ektoderms und Entoderms mit Unrecht für den ursprünglichen.

SHIPLEY endlich bringt die Bildung des Urdarms mit der Ausbreitung des Ektoderms in gar keinen Zusammenhang; denn die Einstülpung läßt er an der Grenze der Keimhöhlendecke und der Makromerenmasse als eine einschichtige Tasche und das Ektoderm im Bereich der Makromerenmasse lediglich durch Umwandlung ihrer peripherischen Zellen entstehen (Nr. 17, S. 329).

In den Darstellungen der drei letztgenannten Autoren findet sich ferner die Angabe, daß die vom Ektoderm umschlossene Keimmasse in „Dotterzellen“ (Nahrungsdotter) und eigentliches Entoderm gesondert sei, von denen das letztere allein eingestülpt sei, die Dotterzellen aber in situ geblieben wären (SCOTT, SHIPLEY). Diese offenbar aus einer ungenügenden Untersuchung der Gastrulation hervorgegangene Ansicht ist aber in zweierlei Hinsicht unrichtig, denn das gesamte Entoderm einschließlich der zentralen Makromeren (Dotterzellen) bleibt bis zum Schluß der Gastrulation durchaus einheitlich und ungesondert², und seine anfängliche epithelartige Anordnung an der ganzen Urdarmfläche eine vorübergehende Erscheinung (s. u.). Zweitens ist aber die Unterscheidung von „eingestülpten“ und in situ bleibenden, d. h. „umwachsenen“ Entodermteilen deshalb unrichtig, weil das dorsale Entoderm, wie ich zeigte, sowohl durch Umwachsung wie durch Einstülpung entsteht.

¹ SCOTT hat diese letztere Ansicht in einer umfassenden Erörterung wiederholt, ohne neues hinzuzufügen. (Nr. 13.)

² Auch diese Auffassung habe ich bereits für die Amphibien vertreten, indem ich deren „Nahrungsdotter“ nur für einen nicht abgesonderten Teil des Entoderms erklärte (Nr. 4 S. 123. 144). Daß damit eine Unterscheidung

Die Mesodermplatten und die Chorda.

Das dorsale, in der Decke des Urdarms gelegene Entoderm hat während der Gastrulation oder der 1. Periode durchweg eine Dicke von mehreren Zellen, ohne jedoch eine bestimmte Schichtung erkennen zu lassen (Fig. 3. 4. 13. 14). Seine äußern, unter dem Ektoderm liegenden Zellen sind ganz unregelmäßig und locker gefügt, und nur die den Darmraum unmittelbar begrenzenden Zellen schließen fester, bisweilen epithelartig zusammen. Darin ist aber keineswegs eine wirkliche Epithellage zu erblicken. Denn einmal fehlt dieser Schicht, mit Ausnahme einzelner beschränkter Stellen, eine eigentliche Abgrenzung nach außen gegen die übrige angrenzende Entodermmasse; und dann geht diese dorsale Auskleidung der Urdarmhöhle ununterbrochen in den Boden über, welcher gerade so wie die Decke stellenweise ein unvollkommenes Epithelgefüge an der Darmlichtung zeigt, welches aber bald wieder spurlos verschwindet (vgl. Taf. II). Daraus ergibt sich die Bedeutungslosigkeit dieser unvollkommenen epithelartigen Bildungen in der 1. Entwicklungsperiode, und ist demnach das Entoderm von *Petromyzon* bis zum Schluss der Gastrulation als eine einheitliche und völlig ungesonderte Keimschicht aufzufassen, deren dorsaler Teil ebenfalls mehrschichtig erscheint.

Erst gegen den Beginn der 2. Periode beobachtete ich in der mittleren Partie des Rückens eine Veränderung des dorsalen Entoderms. Während es vorher häufig in der Mitte so verdickt ist, daß seine konkave Vorrangung die Urdarmhöhle spaltförmig verengt, wird es nunmehr dünner und wölbt sich flach konkav über der Höhle (Fig. 15). Dabei sieht man die oberen Zellen sich zwischen die unteren einkleinen und diese Verschiebung so lange zunehmen, bis das Gewölbe endlich nur 1—2 Zellen dick ist. Da nun gleichzeitig der ganze Rückenteil sich von den Seiten her zusammenzieht und merklich schmaler wird, kann jene Zellenverschiebung nur so gedeutet werden, daß das anfangs dicke aber noch kurze dorsale Entoderm sich in der Längsrichtung ausdehnt und dadurch dünner und schmaler wird (Fig. 3—5).

Diese Verdünnung des dorsalen Entoderms bezieht sich aber nur auf das unmittelbar über der Höhle liegende Gewölbe. Wo es seitlich die Darmlichtung umgreift und sich ihrem Boden ohne Grenze anschließt, bleibt es naturgemäß dicker, da es dort den unmerklichen Übergang zu der großen und kugeligen zentralen Entodermmasse bildet.

Die nächste Veränderung zeigt sich an wenig älteren Embryonen, welche noch immer keine Anlage der Medullarleiste besitzen, und ist zunächst auf die Mitte des Rückens in der Längsrichtung beschränkt. In den dickeren Seitenteilen des dorsalen Entoderms fließen nämlich die intercellularen Zwischenräume ungefähr in der Höhe der Urdarmhöhle zu weiten Spalten zusammen, welche aber weder die Darmlichtung noch nach außen das Ektoderm erreichen, so daß das eigentliche Gewölbe noch sowohl mit dem Darmhöhlenboden wie seitlich mit der über der Spalte liegenden Schicht und durch diese mit der Peripherie der ventralen Entodermmasse zusammenhängt. (Fig. 17, 18.) Wo aber die

von Embryonal- und Dotterzellen, etwa in demselben Sinn wie der Makro- und Mikromeren, verträglich ist, braucht nach der vorausgegangenen Erörterung nicht weiter ausgeführt zu werden. Dadurch erledigt sich auch die mißverständliche Kritik, welche O. HERTWIG an jener meiner früheren Darstellung übte. (Nr. 10, S. 57.)

Abspaltung am weitesten gediehen ist, zeigt sich an den Querschnitten ganz deutlich, daß das genannte Gewölbe oder die Decke des Urdarms jederseits an ihrer Außenseite durch eine flache Kerbe von der angrenzenden, abgespaltenen Entodermschicht abgesetzt ist (Fig. 17, *k*), indem diese sich über der Spalte ebenfalls ein wenig nach oben vorgewölbt hat.

Auf diese Weise vollzieht sich eine kenntliche, wenngleich noch sehr unvollkommene Dreiteilung des dorsalen Entoderms; der Mittelteil oder die oben an das Ektoderm anstoßende gewölbte Decke des Urdarms ist die Anlage der Chorda, die sich ihr jederseits anschließenden Seitenteile sind die beiden Mesodermplatten. Da nun diese durch die beschriebenen Spalten vom übrigen Entoderm getrennt sind, so charakterisiert sich das letztere als Enteroderm oder Darmblatt.

An diesen jüngsten Anlagen der genannten Organe läßt sich aber noch mehreres feststellen, was nicht ohne Bedeutung ist. Einmal tritt an der Chordaanlage immer deutlicher die keilförmige Bildung ihrer Zellen hervor, deren breite Enden nach oben, die spitzen gegen die Darmlichtung gekehrt sind. Natürlich hängt dies mit der Wölbung der Anlage zusammen, gerade so wie der leicht vertiefte Boden der Darmhöhle ebenfalls eine ähnliche, wenn auch viel weniger regelmäßige Gestalt und Lagerung der Entodermzellen aufweist. Trotzdem ist ein fortlaufender Anschluß der keilförmigen Zellen der Chorda an diejenigen des Darmhöhlenbodens viel seltener anzutreffen als ein durch einige umgekehrt gestellte Keilzellen vermittelter inniger Zusammenhang der beiden Seitenränder der Chorda mit den Mesodermplatten. (Fig. 17. 18. 20—22.) Wenn sie also auch stets den Darmhöhlenboden berührt, so ist sie doch anfangs in der Regel durch ihr Zellengefüge viel vollkommener mit den Mesodermplatten verbunden, so daß diese drei Anlagen nur wie eine dreifach vorgewölbte Platte erscheinen, welche mit ihren zwei untern Kanten (Seitenränder der Chorda) auf den Rändern des Darmhöhlenbodens aufruhet, mit ihren beiden Außenrändern aber noch direkt in das peripherische Enteroderm übergeht.

Sobald die Mesodermplatten deutlich gesondert sind, läßt sich an ihnen nur längs des Ektoderms eine geschlossene Zellenlage unterscheiden; darunter liegen in der Mitte des queren Verlaufs unregelmäßige lockere Zellengruppen. (Fig. 17. 18.) Die medialen und lateralen Ränder der Mesodermplatten sind in der Regel noch einschichtig. Infolgedessen erscheint auch der sie begrenzende Spaltraum sehr unregelmäßig.

Diesen ganzen Befund traf ich wie gesagt nur in der Mitte des Rückens der bezeichneten Embryonen. Nach dem Kopf- und Schwanzende hin verlor sich die geschilderte Bildung und erschien das den Darmraum umschließende Entoderm noch völlig ungesondert und dorsalwärts mehrschichtig, d. h. genau so wie es vorher auch in der jetzt veränderten Mitte des Rückens sich zeigte. (Vgl. Fig. 14 — 16.)

An etwas älteren, nämlich schon mit einer Medullarfurche versehenen Embryonen derselben 2. Periode (Fig. 19—24) ist die Entwicklung der dorsalen Entodermteile nicht nur überhaupt weiter fortgeschritten, sondern hat sich auch nach beiden Körperenden hin ausgedehnt, so daß dort wiederum die jüngern, in der Mitte des Rückens die ältern Entwicklungsstufen anzutreffen sind. Nur sind die allgemeinen Formverhältnisse im ganzen Rücken insofern gegen früher verändert, als die Medullarfurche und später die Medullarleiste auch schon das noch indifferente darunter liegende Entoderm in der Medianebene eindrückt, zu beiden Seiten aber sich immer mehr vorwölben läßt. (Fig. 19. 24.)

So zeigt sich am Schwanzende unserer Embryonen das ungesonderte und mehrschichtige dorsale Entoderm über der spaltförmigen und breiten Darmhöhle in einer nach oben konkaven Muldenform mit wallartiger seitlicher Einfassung. (Fig. 19.) Weiter vorn ist diese Muldenform noch vollkommen entwickelt; doch zeigen sich dort schon die Anfänge der uns bekannten Sonderung. (Fig. 20—22.) Der Boden der Mulde oder die Chordaanlage zeigt alle Übergänge zu einem einfachen Epithel, dessen Zellen aber sich nicht keilförmig nach unten verjüngen, weil dieser Teil durch die Medullarfurche nach unten gegen die Darmhöhle eingedrückt ist. Um so vollkommener ist der Übergang der aufgebogenen Chordaränder in die Mesodermplatten, welche sich eben vom Entoderm abzuspalten beginnen. An den vordersten Schnitten dieser Region, wo die Abspaltung vollständig erscheint, ist auch jener Zusammenhang so augenfällig und anderseits die Berührung der Chordaränder und des Darmblattes so beschränkt, daß man die submesodermalen Spalten und die ebenfalls spaltförmige Darmhöhle in Zusammenhang bringen möchte als einen unter der kontinuierlichen dorsalen Entodermplatte (Chorda, Mesodermplatten) ebenso kontinuierlich verlaufenden und sie vom Darmblatt trennenden Spaltraum. (Fig. 22.) Auch glaubt man nicht selten eine offene Verbindung zwischen den drei Räumen zu sehen; doch überzeugt man sich bei Anwendung stärkerer Linsen, daß jene Verbindungen nur durch die glashellen Säume der thatsächlich doch zusammenstoßenden Zellen vorgetäuscht werden.

Immerhin wird dadurch die schon vorhin angedeutete und auch an ältern Embryonen vielfach zu bestätigende Thatsache nicht beeinträchtigt, daß die Chorda und die beiden Mesodermplatten in ihrer ersten Anlage eine zusammenhängende Schicht darstellen, welche nur mit ihren Außenrändern in das peripherische Darmblatt übergeht und bloß durch eine zweifache Ausbuchtung die künftige Trennung in jene drei Keimteile andeutet.

Gegen die Mitte des Rückens, wo man auf die ältesten Entwicklungsstufen unserer Anlagen stößt, verändert sich das zuletzt beschriebene Bild allmählich bis zu der in Fig. 23 dargestellten Stufe. Die Mitte der Chordaanlage hängt fest an dem flachen Boden der Medullarfurche; ihre seitlich darüber hinausgehenden Zellen verkürzen sich aber von oben her, werden keilförmig und schräg gestellt, so daß sie sich wieder inniger an die Ränder des Darmhöhlenbodens anschließen und dagegen von den stärker sich erhebenden Mesodermplatten trennen. Den Übergang dazu zeigt ein Durchschnitt eines wenig älteren Embryos, wo auf der einen Seite die Einleitung, auf der andern der Abschluß dieser Veränderung sich darstellt. (Fig. 25.)

Es geht daraus hervor, daß der eigentliche Grund jener Trennung in der fortschreitenden radiären Anordnung der Chordazellen um eine in der Decke des Urdarms befindliche Achse oder, was dasselbe ist, in einer flach rinnenförmigen Krümmung der ganzen Chordaplatte zu suchen ist, wodurch ihre äußersten Randzellen sich nach Form und Lage den anstoßenden Darmblattzellen anschließen. Während aber jene Trennung eine vollkommene und bleibende ist, wird diese Verbindung der Chorda, infolge der zusammenpassenden Form- und Lageverhältnisse der beiderseitigen Zellen nur scheinbar inniger wie vorher. Denn thatsächlich bleibt die Grenze beider Teile an der Verdünnung der Zellenlage dauernd kenntlich, und trennen sie sich in kürzester Frist wieder vollständig (s. u.).

Von diesen Zuständen in der Mitte des Rumpfes führen dieselben Übergänge, welche ich aus der hintern Rumpfhälfte beschrieb, nach vorn zur Kopfgegend hin, wo uns wiederum das ungesonderte dorsale Entoderm in Muldenform entgegentritt. (Fig. 24.)

Bevor ich aber dieses Stadium verlasse, mache ich noch darauf aufmerksam, daß die Mesodermplatten nicht nur in der Mitte des Rumpfes, sondern auch in dessen hinterer Hälfte, wo sie eben in Sonderung begriffen sind, viel dicker als früher, 2 bis 3schichtig erscheinen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß das für das Mesoderm bestimmte Zellenmaterial an beiden Seiten der Entodermmulde sich aufwärts zusammengeschoben hat. Denn diese Bewegung wird auf den folgenden Entwicklungsstufen, wo die Mesodermplatten immer höher werden, ganz evident. Daneben findet unzweifelhaft an den abgesonderten Platten eine Zellenvermehrung durch Teilung statt. Die submesodermalen Spalten sind aber noch immer unregelmäßig und teilweise recht weit.

In der 3. Entwicklungsperiode erfahren die Chorda und die Mesodermplatten keine wesentlichen Veränderungen, sondern nur eine Ausbreitung der bereits eingeleiteten Prozesse. (Fig. 25—27.) Die Verdickung der Mesodermplatten nimmt zu, so daß sie wie zwei Zellenpolster mit dickern medialen und dünn auslaufenden Seitenrändern aussehen. Dabei glättet sich ihre Unterseite, wodurch auch die Trennungsspalte unter ihnen sich regelmäßiger gestaltet und dünner wird. Sie läßt sich ferner weiter nach außen und unten verfolgen, so daß an manchen Stellen die Mesodermplatten schon vollständig vom Darmblatt getrennt erscheinen und mit zugespitztem freien Seitenrande auslaufen.

Die Sonderung der Chorda von den Mesodermplatten hat erst geringe Fortschritte gemacht. Daher bilden ihre Anlagen noch meist die beschriebene einheitliche Platte (Fig. 25. 26), und nur in der Körpermitte zieht sich die Chorda mittels der radiären Anordnung ihrer Zellen so zusammen, daß die beschriebene Rinnenform und die Trennung von den Mesodermplatten ganz evident werden. (Fig. 27.) Die Darmblattränder rücken gleichzeitig mit zugespitztem Saum unter die Chorda vor, umgreifen dabei die Darmhöhle von der Seite und reichen bereits an einigen Stellen bis in die Decke derselben hinein.

Noch im Verlauf der 3. und insbesondere während der 4. Periode vollziehen sich die letzten wichtigen Metamorphosen der Mesodermplatten, durch welche sie in andre Bildungen übergeführt werden, während zugleich ihre Entwicklung bis in das Schwanzende und den Kopf vordringt. (Taf. III. IV.) Im allgemeinen verläuft sie dort ebenso wie im übrigen Körper; und nur der Umstand, daß das dorsale Entoderm dort die beschriebene Muldenform annimmt, bevor seine Sonderung beginnt, erzeugt etwas abweichende Bilder.

Im vordersten Kopfe ist jene Mulde noch während der ganzen 4. Periode unverändert erhalten; doch ist ihr mittlerer, die Chordaanlage enthaltende Teil schon einschichtig geworden, und erst in den wallartigen Seitenteilen verdoppelt sich die Zellenlage. (Fig. 29.) Weiter rückwärts, in den mittlern und hintern Abschnitten des Kopfes, erheben und verdicken sich diese Seitenteile noch mehr, in denen sich dann auch die Abspaltung der Mesodermplatten in der früher beschriebenen Weise einstellt, so daß sie mit der Chordaanlage eine einzige zusammenhängende Schicht bilden. (Fig. 30. 31.) Gemäß dem ihr durch die hohe und breite Medullarleiste (Hirn) vorgeschriebenen Verlauf erhebt sie sich jederseits von der flachen und breiten Mitte (Chordaanlage) zu einer recht steilen Wölbung, so daß man diese vorgewölbten Mesodermplatten geradezu mit zwei Falten vergleichen kann. Auch dort im Kopf sind sie anfangs vielfach nur einschichtig, bis durch Teilung und Zusammenrücken der Zellen von den Seiten her, wo der Zusammenhang mit dem Darmblatt noch nicht gelöst ist, der Innenraum der Falte ausgefüllt und die Mesodermplatte kompakt

wird. (Fig. 32.) Ihre Ablösung von der Chordaanlage und der Anschluß der letzteren an das Darmblatt war dort in derselben Region kaum begonnen (Fig. 32. 33) und wird erst an etwas ältern Embryonen ausgeführt. Ich habe sogar beobachtet, daß die Mesodermplatte des Kopfes, noch nachdem sie dreikantig und hohl geworden war, mit ihrer inneren Kante ununterbrochen in die Chordaanlage überging. (Fig. 36.)

An den weiter rückwärts aus der Rumpfgegend stammenden Querdurchschnitten sind aber Chorda und Mesodermplatten nicht nur völlig getrennt, sondern auch noch weiter umgebildet. (Fig. 34. 35.) An der Chorda zeigen sich alle Übergänge von der flachen Rinnenform zu einem cylindrischen Strange, indem ihre seitlichen, schräg gestellten Zellen noch weiter unter den Mittelteil vorgeschoben werden und so die flach konkave Unterseite der Chorda in eine konvexe verwandeln. Dieser Zusammenziehung der Chorda folgt jederseits auch der unter sie vorgeschobene Saum des Darmblattes, welches dadurch endlich zu einer fortlaufenden Decke der Urdarmhöhle unter der Chorda sich vereinigt und diese von der Begrenzung der Höhle ausschließt.

Die Mesodermplatten derselben Gegend passen sich fortdauernd dem zwischen der Medullarleiste und der Oberhaut befindlichen Raume an, so daß sie im Querdurchschnitt zuletzt eine dreikantige Gestalt erhalten. Da sie ferner durch den ganzen Rücken des Embryo sich ansehnlich verlängern, so dürfte diese ihre Massenzunahme vom Beginn ihrer Sonderung an so zu erklären sein, daß an ihrem Seitenrande, solange und wo sich derselbe vom peripherischen Entoderm noch nicht abgelöst hat, beständig neue Zellen aus dem letzteren in ihn einwandern. Man kann daher sagen, daß die früher beschriebene Wölbung der Mesodermplatten durch eine Zusammenschiebung vom peripherischen Entoderm her erfolgt, welcher Prozeß im Kopf schon vor der Mesodermbildung an dem noch ungesonderten dorsalen Entoderm stattfindet.

Im Zusammenhang mit den letztgenannten Veränderungen der Mesodermplatten bemerkt man an ihnen auf denselben Querdurchschnitten der mittleren Rückengegend die ersten Anfänge der inneren Höhlen. (Fig. 34. 35.) Dieselben erscheinen als unregelmäßige Spalten, bald im Zentrum, bald exzentrisch, einfach oder mehrfach in derselben Platte. Am meisten fällt aber auf, daß diese Spalten zu keiner Zeit auf allen Querdurchschnitten desselben Embryo, sondern nur auf einigen von ihnen sichtbar sind. Die Erklärung hierfür geben Sagittaldurchschnitte unserer Platten. Schon in der 3. Periode zeigt sich auf solchen Präparaten gelegentlich eine Andeutung dessen, was in der 4. Periode durchgängig eingetreten ist. In der Mitte der Länge der ganzen Platte sieht man nämlich einige scharfe Einkerbungen derselben und in deren Fortsetzung quere Spalten, welche in ganz kurzen gleichen Abständen von der Oberseite in die Tiefe dringen und endlich die ganze Höhe der Platte annähernd senkrecht durchsetzen. (Fig. 28. 37.) Sie beschränken sich aber auf die mediale dicke Partie der Platte und lassen ihre flachen Seitenteile unberührt, so daß die auf diese Weise entstandenen getrennten Abschnitte jeder Mesodermplatte oder die Mesomeren (Urwirbel aut.) noch alle mit der ungeteilten Seitenplatte zusammenhängen.

Vor diesem Beginn ihrer Quergliederung sind die Mesodermplatten vollkommen solid; erst in den eben entstandenen oder entstehenden Mesomeren zeigt sich eine unregelmäßige zentrale Höhle inmitten der mehr oder weniger deutlich radiär gestellten Zellen. (Fig. 28.) Allmählich glättet sich dann die Höhlenwand zu einem nahezu epithelialen Gefüge. (Fig. 42. 43.) Diese isolierten Höhlen der ersten Mesomeren reichen noch nicht in die solide Seitenplatte hinein;

sondern erst nachdem die Mesomerenbildung in der angegebenen Weise nach vorn und hinten fortgeschritten ist, breiten sich jene Höhlen seitwärts bis in die Seitenplatte aus, wo sie zu einem einheitlichen Spaltraum, der künftigen Leibeshöhle zusammenfließen (Fig. 56.) Aus der getrennten Anlage der ersten Höhlen versteht sich aber, warum sie nur auf einzelnen Querschnitten sichtbar sind.

Die Angabe, daß die Bildung der Mesomeren in der Mitte des Rückens beginnt und von dort aus nach vorn und hinten fortschreitet, bedarf aber einer näheren Erläuterung. Was nämlich in der 3. Periode die Mitte des Rückens ist, bleibt es nicht in der Folgezeit. Denn die Rückenwand jener Embryonen, welche in der Medianebene etwa die Hälfte des ganzen Umfangs einnimmt, verlängert sich in der 4. Periode um mindestens das $1\frac{1}{2}$ fache (Fig. 6. 7), wobei, wie die Vergleichung mit den fernern Stadien ergibt, die Ausdehnung ganz überwiegend die hintern Partien begreift. Mithin rücken auch die erstentstandenen Mesomeren in die vordere Körperhälfte und nehmen später, indem die Bildung neuer Mesomeren vor jenen ältesten alsbald ein Ende findet, hinter ihnen aber noch lange fort dauert, eine Stelle etwa in der hinteren Kiemengegend ein (Fig. 37). Die erstentstandenen Mesomeren gehören also, obgleich sie in der Mitte des embryonalen Rückens auftreten, später der vordersten Rumpfggend an.

Die Mesomeren des Kopfes entstehen insofern etwas anders, als die Mesodermplatte dort schon vor ihrer Quergliederung einen inneren Spaltraum erhält, welcher durch die intersegmentalen Einschnürungen in die Höhlen der Mesomeren zerfällt. Eine weitere Eigentümlichkeit des vordersten Mesomers des Kopfes besteht darin, daß sein ursprünglicher Zusammenhang mit dem Darmblatt an seinem äußersten Ende sich noch bis zum Anfang der 5. Periode erhält, wenn dieses Mesomer schon vollständig gebildet und von den nächstfolgenden getrennt ist. An Sagittaldurchschnitten aus der 4. Periode zeigt der ganze, die drei vordersten Mesomeren umfassende Abschnitt der Platte, welcher entsprechend der sich dort entwickelnden Kopfbeuge stark gekrümmt ist, gleichzeitig drei Stufen der Mesomerenbildung (Fig. 42). Seine Dicke nimmt von hinten nach vorn successiv ab, so daß das Vorderende in eine einfache Zellenlage und diese unmerklich in das einschichtige Darmblatt ausläuft. Seine Höhlung ist am Hinterende ungefähr ebenso weit wie diejenige des 4. Mesomers, verengt sich aber nach vorn zu einem Spalt, um dann wieder spindelförmig anzuschwellen. Dies wiederholt sich dann noch einmal in schwächerem Grade. Auch ohne die folgenden Entwicklungsstufen heranzuziehen, wird man in diesen drei Erweiterungen der inneren Höhlung der Platte die Anlagen dreier Mesomeren in drei Altersstufen erkennen. Die hintere bedarf nur der Trennung von der mittleren, um ganz dem 4. Mesomer zu gleichen, während die vordere zum Teil noch einschichtig ist und mit dem Darmblatt zusammenhängt und die mittlere Anlage den Übergang zwischen beiden darstellt. Bemerkenswert ist ferner, daß das Darmblatt sowohl an der Stelle jenes Zusammenhangs wie an der Grenze des 1. und 2. Mesomers je eine leichte winklige Ausbuchtung zeigt. Die letztere ist die erste Andeutung der Kopfbeuge.

Untersucht man gleiche Durchschnitte von etwas ältern Embryonen, welche den Übergang zur folgenden 5. Periode vermitteln (Fig. 43), so findet man, daß die Trennung des 3. und 2. Mesomers noch nicht vollendet, das letztere aber von dem stärker angeschwellenen 1. Mesomer deutlich abgesetzt ist. Dies erklärt sich daraus, daß die Kopfbeuge gerade an der Grenze dieser beiden Mesomeren sich stärker entwickelt hat, wie es auch die entsprechende Ausbuchtung des Vorderdarms zeigt, so daß das 2. Mesomer in demselben Plan mit dem folgenden zurückbleibt,

während das 1. Mesomer merklich nach unten umbiegt. Da es nun zugleich zweischichtig und mit einer zentralen Höhlung versehen ist, trotzdem aber noch am Vorderende mit dem dort etwas ausgebuchteten Darmblatt zusammenhängt, so kann durch solche Bilder leicht die Täuschung entstehen, daß das 1. Mesomer eine wirkliche Ausstülpung des ursprünglichen Entoderms sei. Dieser Eindruck wird noch verstärkt, sobald man die äußersten Sagittaldurchschnitte derselben Embryonen untersucht, auf denen das 1. Mesomer von dem 2. getrennt erscheint (Fig. 44). Es genügt aber die vorausgehende Entwicklung dieser scheinbaren Ausstülpung zu studieren, um sich von jener Täuschung und dann davon zu überzeugen, daß an der kritischen Stelle nicht sowohl zwei Falten zusammenstoßen, sondern die beiden Blätter des Mesomers gerade so in das Darmblatt auslaufen, wie gelegentlich die gleichen Blätter anderer ebenso alter Mesomeren in die Chordaanlage (vgl. Fig. 36).

Der Mesomerenbildung der hintern Rumpfhälfte geht ebenfalls die Spaltung der Platte in zwei Schichten voraus. (Fig. 37.) Am Schwanzende fehlt aber noch bis zum Anfang der 4. Periode eine Sonderung der Mesodermplatten, welche also von vorn her in die wallartigen Seitenteile der ungesonderten Entodermmulde jener Gegend auslaufen. Dann sondert sich aus der letzteren eine Fortsetzung der beiden Mesodermplatten in der Weise ab, daß die Chordaanlage gleich anfangs mit dem Darmblatt in Verbindung bleibt. (Fig. 38. 39.) Diese kaudalen Mesodermplatten liegen, da die ganze Darmblattmasse sich am Prostoma merklich verjüngt, nicht horizontal, sondern umgreifen den Darmschlauch seitlich, kommen aber niemals unter ihm d. h. am ventralen oder vorderen Umfang des Prostoma zur Vereinigung. Dafür erhalten sie eine besondere Fortsetzung nach hinten.

Der dorsale Rand des Prostoma wächst nämlich mit allen Anlagen der Rückenwand in Gestalt eines Schirmdachs über das verjüngte Ende der ventralen Darmblattmasse hinaus: dabei bildet das Ektoderm die Oberfläche, die dorsale Auskleidung des Urdarms (Chordaanlage und dorsales Darmblatt) die Unterfläche des Schirmdachs, welches im Innern durch die Medullarleiste in zwei Hälften geteilt erscheint, in deren jeder ein strangförmiger Fortsatz der Mesodermplatten liegt, abwärts noch mit dem Darmblatt verbunden. (Fig. 38. 39.) Da dieses Schirmdach die Anlage des Schwanzes enthält, so folgt daraus, daß dessen Mesoderm ebenfalls als ein dorsaler und solider Entodermteil zur Seite der medianen Medullarleiste angelegt wird. Dieser Befund kann aber erst in einem spätern Kapitel verwertet werden.

Erst in der 5. Periode wachsen die vorher ganz kurzen Seitenplatten in der vordern Körperhälfte über das Darmblatt hinab, wobei ihre beiden Blätter, nämlich das äußere, der Oberhaut anliegende Parietalblatt und das innere, den Urdarm überziehende Visceralblatt sich natürlich als direkte Fortsetzungen der äußeren und der inneren Wand der Mesomeren darstellen, sowie auch die zentralen Höhlen der letztern ununterbrochen mit der Leibeshöhle zusammenhängen (Fig. 56). In der Folgezeit lösen sich die Seitenplatten von den Mesomeren ab; ihre beiden Blätter gehen am obern Rande faltenförmig ineinander über (Mesenterialfalte) und laufen unten in einen scharfen gemeinsamen Rand aus. Die Verbindung beider Mesenterialfalten zum Mesenterium und der beiden untern Ränder zur Herstellung der einheitlichen Leibeshöhle gehört schon einer viel spätern Periode an. In der hintern Körperhälfte beginnt die Seitenplatte sich von den Mesomeren abzulösen, bevor sie zweischichtig geworden ist (Fig. 57, 59, 60, 62), worauf ich später zurückkomme.

Das Wesentliche von den geschilderten Befunden über die Entstehung des Mesoderms der Neunaugen kann in folgende Sätze zusammengefaßt werden.

1. Bis zum Schlufs der Gastrulation bleibt das Entoderm ungesondert und auch sein dorsaler Teil mehrschichtig. Die Umbildung des letzteren beginnt in der 2. Periode und in der Mitte des Rückens, um dann nach beiden Körperenden fortzuschreiten, wo er schon vorher durch die Medullarleisten muldenförmig eingedrückt ist.

2. Zuerst wird sein unter der Darmhöhle liegender Mittelteil einschichtig (Chordaanlage); dann spaltet sich in den angrenzenden Seitenteilen die oberflächliche Schicht (Mesodermplatte) von dem übrigen Entoderm (Enteroderm, Darmblatt) ab.

3. Die den Darmraum überdeckende Chordaanlage und die beiden Mesodermplatten sind nur durch flache Kerben gegeneinander abgegrenzt und bilden im übrigen eine ununterbrochen zusammenhängende Platte, welche nur mit ihren Außenrändern in das peripherische Enteroderm übergeht, zu beiden Seiten der Darmhöhle es aber mit den Chordarändern nur berührt.

4. Die Chordaanlage trennt sich darauf von den Mesodermplatten dadurch, daß sie sich von beiden Seiten zusammenzieht und ihre Ränder etwas nach unten krümmt. Durch weitere Zusammenziehung verwandelt sich die flache Rinne in den Chordastrang. — Die beiden Darmblattränder, denen sie aufruhte, verbinden sich unter der Chorda zur neuen Decke des Urdarms.

5. Die Mesodermplatten sind anfangs z. T. einschichtig, verdicken sich aber dann durch Zusammenziehung und Zellteilung. Ihre Quergliederung beschränkt sich auf die medialen Abschnitte (Mesomeren), während die lateralen ungegliedert bleiben (Seitenplatten). Die ersten Mesomeren entstehen in der hintern Kiemengegend aus der soliden Platte und werden dann hohl; später erfolgt die Quergliederung im Kopfe und übrigen Rumpfe an der in zwei Blätter gespaltenen Platte. Diese Spaltung setzt sich vorn in die Seitenplatte fort (Leibeshöhle); die Höhlen der Mesomeren und die Leibeshöhle hängen dort also anfangs zusammen und trennen sich infolge der Ablösung der Seitenplatten von den Mesomeren. Hinten entsteht die Leibeshöhle erst nach dieser Ablösung.

Die Entwicklung des Mesoderms von *Petromyzon* ist von den bereits genannten Forschern nicht richtig dargestellt worden; hauptsächlich wohl deshalb, weil die Beobachtungen in zu späten Perioden begannen. CALBERLA nahm an, daß das primäre Entoderm gleich anfangs in eine peripherische einfache Zellenlage (sekundäres Entoderm) und die darunterliegende Masse von „Dotterzellen“ zerfiel, welche beiden Teile des Entoderms er auch auffällig verschieden zeichnete. Die zu beiden Seiten der Medianebene liegenden Zellen des sekundären Entoderms sollten alsdann durch Teilung je eine neue oberflächliche Schicht, eben die Mesodermplatten, herstellen. (No. 3, S. 247—249.) CALBERLA hat also den ursprünglichen mehrschichtigen Zustand des dorsalen Entoderms übersehen und dessen angeblich einschichtige Anlage offenbar aus den spätern Zuständen erschlossen, wann die Chordaanlage sekundär einschichtig geworden ist und die mit ihr zusammenhängenden Mesodermplatten am Außenrande ebenso erscheinen. (Vgl. No. 3, Fig. 7.)

Zu der Vorstellung von einer weiteren Abspaltung des peripherischen sekundären Entoderms von den Dotterzellen auch in den seitlich ventralen Partien veranlafte ihn vermutlich der Umstand, dafs dort allerdings häufig, aber unbeständig und unregelmäfsig eine oberflächliche Zellenlage des Entoderms sich von ihrer Unterlage abhebt. Man braucht aber nur die spätere Entwicklung dieser Teile zu verfolgen, um sich zu überzeugen, dafs jenes Bild sehr bald vollständig schwindet und die Neunaugen zu keiner Zeit einen vom definitiven Darmblatt getrennten und bestimmt begrenzten Nahrungsdotter (Dotterzellen) besitzen. Es ist daher auch die graphische Unterscheidung der angeblichen beiden Schichten rein willkürlich, und was sich neben der Chorda und der Urdarmhöhle von der unterliegenden Entodermmasse deutlich abspaltet, ist nicht Mesoderm und Darmblatt, sondern Mesoderm allein.

Ganz zutreffend ist das von BALFOUR gelieferte Bild von der ersten Anlage des Mesoderms (No. 2. S. 78) und auch die Erklärung desselben im allgemeinen richtig. Er fügt aber hinzu, dafs ein Teil des dorsalen Entoderms aus den vor der Einstülpung des Urdarms dort vorhandenen „Dotterzellen“ hervorgehe und dafs seine spätere Ausdehnung gegen den Bauch hin aus einer Anlagerung der benachbarten „Dotterzellen“ zu erklären sei. Diese Auffassung ist dann von SCOTT wiederholt (No. 18, S. 120—122) und von SHIPLEY dahin modifiziert worden, dafs das ganze Mesoderm von den in situ gebliebenen Dotterzellen herrühre (No. 17, S. 330. 335).

Alle diese Angaben fußen aber einmal auf der bereits zurückgewiesenen, ganz unhaltbaren Ansicht von der ursprünglichen Sonderung des eingestülpten Entoderms und der nicht eingestülpten Dotterzellen (vgl. S. 7) und sind schon deshalb grundsätzlich unrichtig. Was aber insbesondere den angeblich zweifachen dorsalen und ventralen Ursprung des Mesoderms betrifft, so haben sich BALFOUR und SCOTT¹ wahrscheinlich von derselben vergänglichen Abspaltung des seitlich ventralen Entoderms täuschen lassen, welche auch CALBERLA irrigerweise für das „sekundäre Entoderm“ (d. h. Darmblatt) hielt. Jedenfalls trifft dies für SCOTT zu; denn in seiner Fig. 11b hat er jene mir selbst wohlbekannte Abspaltung als „ventrales Mesoderm“ bezeichnet. Nach meinen Beobachtungen muß ich aber auf das bestimmteste erklären, dafs das Mesoderm ausschließlichs dorsal entsteht und nach seiner vollständigen Ablösung vom Darmblatt mit scharfem Rande über das letztere hinabwächst, ohne irgend welche Elemente von ihm weiter aufzunehmen.

In einer eben erschienenen Mitteilung erklärt KUPFFER², dafs das Mesoderm der Neunaugen in folgender zweifacher Weise entstehe. Im Rumpfe, ausschließlichs der Kiemengegend „werden die beiden äußeren Lagen der als Reserve dienenden Dotterzellen verwendet.“ „Zuerst entstehen die Urwirbel für sich abgeschlossen, später die Seitenplatten und hier wieder das Perietalblatt früher, als das Visceralblatt.“ Im Kopfe und in der Kiemengegend bilde der Urdarm, genau so wie bei *Amphioxus* „paarige Mesodermfalten oder Coelomdivertikel, die sich abschnüren und segmental gliedern. Diese Mesodermfalten entsprechen den gesamten Mesodermplatten, also Urwirbel und Seitenplatte und wachsen ventralwärts vor“ (Nr. 13, S. 75). Endlich sollen die beiden präoralen Kopfhöhlen nur besondere Ausbuchtungen der vordersten Entodermbucht sein (Nr. 13, S. 75. 79.)

¹ Wie erwähnt (vgl. S. 7), hat SCOTT eigentlich noch eine dritte Quelle des Mesoderms entdeckt, nämlich die tiefe Schicht der Keimhöhlendecke.

² Ich erhielt den Separatabdruck durch die Güte des Verfassers einige Tage nachdem meine eigene vorläufige Mitteilung im *Zoologischen Anzeiger* erschienen war.

Ich bin nicht sicher, ob ich diese kurzen vorläufigen Angaben KUPFFERS in allen Punkten richtig verstehe, und kann sie daher nur mit gewissem Vorbehalt besprechen.

Falls die Bemerkung über die Entwicklung des Rumpfmesoderms bedeutet, daß es ohne Vermittelung einer Mesodermplatte gleich in Form getrennter Mesomeren und diese wiederum getrennt von der Seitenplatte entstehen, so bestreite ich dies unter Hinweis auf meine Abbildungen auf das bestimmteste. Die Neunaugen besitzen wie alle Wirbeltiere zwei Mesodermplatten, welche die sich später abgliedernden Mesomeren und Seitenplatten gemeinsam enthalten. Unbedingt muß ich aber die angeblichen „Coelomdivertikel“ des Urdarms im Kopf und Vorderrumpf für täuschende Bilder erklären, was sich am besten versteht, sobald man die Mesodermbildung durch die ganzen Schnittserien von vorn nach hinten verfolgt und dabei die vollkommene Übereinstimmung derselben in allen Regionen antrifft. Ein Blick auf die Abbildungen lehrt, daß von einer verschiedenen Auffassung derselben nicht die Rede sein kann: gibt es im Rumpf keine Coelomdivertikel, so fehlen sie auch im Kopf. Auch die beiden „präoralen Kopfhöhlen“ sind weiter nichts, als das erste Mesomerenpaar, welches allerdings, wenn man seine erste Anlage in unmittelbarer Fortsetzung der folgenden Mesomeren übersah, später eine Ausstülpung des Urdarms vortäuschen kann, wie ich es weiter oben auseinandersetze (S. 13, 14).

KUPFFER ist übrigens nicht der erste Forscher, welcher die Mesomerenbildung des Amphioxus bei einem Wirbeltier wiederzuerkennen glaubte; eine solche Übereinstimmung ist vielmehr schon früher von anderer Seite und zwar für alle Wirbeltiere behauptet worden. Deshalb sehe ich mich veranlaßt auf diese Frage etwas näher einzugehen, zu deren Klärung gerade die Entwicklungsgeschichte der Neunaugen nicht unwichtige Beiträge zu liefern vermag.

Bekanntlich ging die ältere Ansicht über die Entstehung des Mesoderms der Wirbeltiere dahin, daß es sich in einer einheitlichen, zusammenhängenden Schicht vom Entoderm ablöse und erst sekundär in die drei Teile: die mediäre Chordaanlage und die beiden sie seitlich einfassenden Mesodermplatten, zerfalle. Ich selbst habe diese Ansicht auf Grund meiner Untersuchungen, insbesondere an anuren Amphibien, vertreten. Diese Auffassung wurde in der Folge vielfach bemängelt und scheinbar endgültig durch BALFOUR beseitigt, indem er nachwies, daß die Chorda der Selachier unabhängig von den beiden Mesodermplatten und zwischen ihnen durch eine Art Ausstülpung aus dem Darmblatt hervorgeht. Dies wurde seither für die Neunaugen (CALBERLA), für die Urodelen (SCOTT-OSBORN, HERTWIG, LAMPERT) und bis zu einem gewissen Grade auch für die Amnioten bestätigt (vgl. O. HERTWIG No. 10, S. 94 und folg.). Natürlich war dadurch der Vergleich mit Amphioxus angebahnt, und lag es ferner nahe, nunmehr zu prüfen, ob nicht auch die Mesodermbildung von Amphioxus und der Wirbeltiere sich in Übereinstimmung bringen lasse.

Diesen Versuch unternahm O. HERTWIG und glaubte in der That insbesondere an den Amphibien eine, nur durch gewisse untergeordnete Abänderungen undeutlich gewordene Wiederholung der Mesodermbildung des Amphioxus und der Chaetognathen wiederzuerkennen. Infolgedessen meinte er auch die Befunde an den übrigen Wirbeltieren in gleichem Sinne deuten und daher alle als „Enterocoelier“ bezeichnen zu dürfen.

Die grundlegenden Untersuchungen HERTWIGS über die Mesodermbildung der Wirbeltiere beschränken sich auf Triton taeniatus und Rana temporaria. Bevor ich sie an der Hand meiner

eigenen Befunde an denselben Tieren prüfe, soll hier zunächst nur ihr innerer Zusammenhang und ihre empirische Begründung dargelegt werden.

Über die Entwicklung der ersten Keimschichten jener Amphibien findet sich bei HERTWIG folgendes. An der Blastula wird eine pigmentierte animale und eine pigmentfreie vegetative Hälfte unterschieden, und die erstere mit dem Ektoblast (Ektoderm), die andere mit dem späteren Darmentoblast identifiziert (No. 10, S. 65. 69). Bei der Gastrulation stülpe sich der Ektoblast an der Rückenseite so ein, daß er den mittleren Streifen der Decke der Urdarmhöhle oder den Chordaentoblast (Chordaanlage) herstelle, während an den Seiten und ventralwärts der sich gleichfalls einstülpende Darmentoblast die übrige Begrenzung des Urdarms bilde (a. a. O. und S. 77). Beide eingestülpten Teile hängen anfangs nicht zusammen, so daß die Auskleidung des Urdarms dann in zwei Längslinien unterbrochen sei (S. 108. 109). Deshalb dürfe auch der Chordaentoblast streng genommen nicht zum Entoblast schlechtweg gerechnet werden (S. 111).

Ich werde mich nicht dabei aufhalten, daß die in dieser Beschreibung sowie in der ganzen Arbeit O. HERTWIGS angewandte Terminologie recht unpassend gewählt ist.¹ Denn in seinem Lehrbuch (No. 11) ist sie bereits stillschweigend mit der allgemein üblichen, einfachen und klaren Bezeichnungsweise vertauscht. Was aber O. HERTWIG zu jenen konfusen Bezeichnungen und Deutungen veranlaßte, nämlich die angeblich von Anfang an bestehende Trennung des medianen dorsalen Entodermstreifens (Chordaentoblast), und des übrigen Entoderms (Darmentoblast), ist von unsrem Forscher nicht sowohl beobachtet, als vielmehr nach ungenügenden Analogien und, wie ich später zeigen werde, irrtümlich angenommen worden.

O. HERTWIG hat Querschnitte der jüngsten Anlagen überhaupt nicht gekannt; dies beweist der Mangel entsprechender Abbildungen und seine Darstellung, in welcher er sich lediglich auf spätere Zustände bezieht. Bei Rana mußte ferner schon die verschiedene Färbung der beiden bis zuletzt ununterbrochen zusammenhängenden Teile (vgl. No. 10, Taf. VI, Fig. 5, 9) als Merkmal einer wirklichen ursprünglichen Trennung gelten. Und dieses höchst ungenügende Zeugnis hat O. HERTWIG zudem später selbst stillschweigend aufgegeben. Denn die stärkere Pigmentierung des Chordaentoblasts sollte ja lediglich beweisen, daß das angeblich ebenso pigmentierte Mesoderm aus jenem und nicht aus dem relativ pigmentfreien Darmentoblast abstamme (S. 67); in dem Lehrbuch fehlt aber jede Andeutung dieser früheren an sich so wichtigen Behauptung, ja überhaupt der so bestimmt angegebenen Zweiteilung des ursprünglichen Entoderms, welches vielmehr als ein einfaches, ununterbrochen zusammenhängendes Keimblatt beschrieben wird (No. 11, S. 104).

So kommen wir zu dem überraschenden ersten Ergebnis unserer Prüfung, daß O. HERTWIG in bezug auf die zwei primären Keimschichten der Amphibien alle durch seine

¹ Ein Ektoderm, welches sich bei der Gastrulation einstülpt und so einen Teil des Entoderms bildet, ist ein Unding angesichts der anerkannten Definition jenes Vorgangs, daß nämlich erst durch denselben der in den Namen „Ekto- und Entoderm“ ausgedrückte Gegensatz erzeugt wird, folglich beide einen Relativbegriff darstellen, so daß der eine Teil ohne den andern gar nicht denkbar ist. Ebenso unhaltbar ist die den Chordaentoblast betreffende Bemerkung. Da er der Chordaanlage von Amphioxus, einem unzweifelhaften Entodermteil, homolog ist, so kann er diese Bedeutung trotz aller Abänderungen nicht verlieren, so lange in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte überhaupt noch die Homologien und nicht irgend welche anatomisch-histologische Zweckbegriffe maßgebend sind.

„Untersuchungen“ neu aufgedeckten angeblichen Thatsachen stillschweigend wieder aufgegeben hat und zu der schon längst festgestellten Lehre zurückgekehrt ist.

Seine wichtigsten Beobachtungen betreffen aber allerdings die Bildung des Mesoderms. Indem der Ektodermrand sich über den Darmentoblast zum Prostoma zusammenzieht, stülpe er sich nicht nur dorsal (Chordaentoblast), sondern auch seitlich und ventral nach innen ein, aber so, daß er einerseits mit dem Darmentoblast im Zusammenhange bleibe, anderseits zwischen diesem und dem (äußern) Ektoderm mit freiem Saume vorwachse und so zunächst in der Nähe des Prostoma den Mesoblast (Mesodermplatten) bilde (No. 10, S. 66—68. 75. 77. 112). Daneben wachse von einem gewissen Zeitpunkte an (S. 68) eine Fortsetzung des prostomalen Mesoblasts jederseits aus dem Rande des ektodermalen Chordaentoblasts hervor, so daß also der Mesoblast zwei Quellen habe, den Prostomarang und den Chordaentoblast (S. 90. 112).

Auch von diesen Beobachtungen muß einiges vorweg gestrichen werden, weil es ebenfalls von O. HERTWIG selbst, aber ohne Angabe von Gründen, in seinem Lehrbuch unterdrückt ist, so namentlich der „ektodermale“ Ursprung des Mesoderms überhaupt und die Entstehung der beiden Mesodermplatten aus dem Chordaentoblast allein. Denn obgleich O. HERTWIG für die Mesodermplatten von Triton den Chordaentoblast ganz bestimmt „als Bezugsquelle ausschloß“ und sie nur vom Darmentoblast ableitete (S. 27), dann aber nach seinen Erfahrungen an Rana gerade umgekehrt verfuhr (S. 67), heißt es nunmehr im Lehrbuch, in Übereinstimmung mit der schon erwähnten vereinfachten Darstellung des Entoderms, daß das Mesoderm sowohl am Prostoma wie neben der Chordaanlage schlechtweg „aus dem inneren Keimblatt“ hervorwachse (No. 11, S. 106). Welches sind nun die Belege für diese Behauptung HERTWIGS?

Wenn es heißt, daß das Mesoderm zu einer bestimmten Zeit, nämlich bald nach Beginn der Gastrulation (No. 10, S. 11—13. 68) aus den Seitenteilen des dorsalen Entoderms hervorwachse, so müssen diese Teile vorher allein unter dem dorsalen Ektoderm bestanden haben. Dies hat aber O. HERTWIG ebenso wenig gesehen wie das erste und allmähliche Hervorwachsen des Mesoderms, sondern er erschließt beides nur aus den ihm allein bekannten späteren Zuständen mit schon ansehnlich ausgedehntem Mesoderm. Dieses könne sich vom Darmblatt nicht abgespalten haben, weil beide überall durch einen Spaltraum getrennt seien (No. 10, S. 25. 112, No. 11, S. 103); „folglich kann der Mesoblast nur von den Stellen aus entstanden sein, wo er mit den übrigen Keimblättern zusammenhängt, in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts, und er muß von hier aus zwischen die primären Keimblätter hineingewachsen sein“ (No. 10, S. 67).

Eigentlich liegt hier die Frage sehr nahe, warum HERTWIG, da er doch allein von Rana „mehr denn 100 Embryonen der verschiedensten Stadien von der ersten Einstülpung der Gastrula bis zum Verschluss des Medullarrohrs“ in allen Richtungen zerlegte, gerade jene wichtigsten Stadien vor der Mesodermbildung und im ersten Anfang derselben, an den in dieser Hinsicht allein maßgebenden und nachher so vielfach vorgeführten und erläuterten Querdurchschnitten, zu untersuchen und so den Hauptpunkt seiner Arbeit direkt zu entscheiden versäumte. War dies aber nun einmal geschehen, so konnte durch das geschilderte Schlußverfahren nichts mehr gerettet werden. Denn dasselbe beruht bloß auf Trugschlüssen, indem etwas stillschweigend vorausgesetzt wird, was erst bewiesen werden soll.

1. Der Satz: Mesoderm und Darmblatt sind überall durch einen Spaltraum getrennt, folglich können sie sich nicht durch Abspaltung voneinander getrennt haben — hat natürlich nur dann einen Sinn, wenn es feststeht, daß zu keiner Zeit eine, beide Anlagen noch ungesondert neben einander enthaltende Zellenmasse bestand. Diese Voraussetzung ist aber gerade das zu Beweisende und bleibt in Ermangelung des empirischen Beweises das Unerwiesene.

2. Der weitere Satz: Beide Schichten haben sich nicht durch Abspaltung voneinander getrennt, folglich ist das Mesoderm an den Zusammenhangsstellen aus dem Entoderm hervorgewachsen — ist erst recht das Gegenteil eines Beweises, indem eigentlich der ganze Inhalt der Schlusfolgerung durch willkürliche Annahme vorausgesetzt wird. Erstens nämlich, daß beide Schichten sich nicht voneinander abspalten (Satz 1), dann, daß das Mesoderm sich auch nicht etwa gleichzeitig mit dem Darmblatt von außen einstülpe, wie es früher SCOTT und OSBORN, neuerdings LAMPERT und SCHULTZE behaupteten; ferner, daß gleich nach der Gastrulation unter dem dorsalen Ektoderm bloß das einschichtige Entoderm läge und an das erstere angrenzte; endlich daß das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten nur medial mit dem Darmblatt zusammenhinge, nicht aber lateral.

Alle diese Voraussetzungen müßten thatsächlich begründet sein, um die Ansicht O. HERTWIGS zu stützen. Sie sind aber nicht nur willkürlich, sondern — mit Ausnahme der zweiten — auch vollkommen irrig, wie die weiter unten folgende Darstellung der wirklichen Entwicklung des Mesoderms der Amphibien zeigen wird. Denn danach gehen die Mesodermplatten der Amphibien gerade so wie bei den Neunaugen durch Abspaltung aus den Seitenteilen des dorsalen Entoderms hervor.

Das zweite Ergebnis unsrer Kritik lautet also: die angeblichen Beobachtungen O. HERTWIGS über den Ursprung des Mesoderms der Amphibien sind nichts weiter als eine empirisch unbegründete — und nach den wirklichen Beobachtungen irrige — Annahme.

Damit ist eine Untersuchung der von O. HERTWIG zusammengetragenen Gründe, welche die ursprüngliche Sackform der vom Entoderm ausgestülpten Mesodermplatten beweisen sollen, eigentlich überflüssig geworden. Dennoch soll sie, um nichts zu versäumen, hier Platz finden, und zwar unter der Fiktion, als wenn das Hervorwachsen des Mesoderms aus dem Entoderm noch nicht widerlegt wäre.

Beginnen wir mit den Tritonen, welche in der vorliegenden Frage „die lehrreichsten Objekte liefern“ (No. 10, S. 86). Dafür, „daß die paarigen Mesoblaststreifen der Tritonen morphologisch nichts anderes sind als zwei durch Einfaltung des Entoblasts entstandene Divertikel, deren Wandungen fest aufeinander geprefst sind“ (No. 10, S. 27), sprächen nach O. HERTWIG zwei Beobachtungen: 1. die von Anfang an bestehende Zusammensetzung der Mesodermplatten aus zwei regelmässigen Zellschichten; 2. „daß sich der Urdarm in der Umgebung des Blastoporus eine Strecke weit in die paarigen Mesoblaststreifen als feine Spalte fortsetzt, ein parietales und ein viscerales Blatt voneinander trennend“ (S. 27. 28, vgl. auch S. 14. 15).

Auch hier soll zunächst davon abgesehen werden, daß das erste Argument nach den wirklichen Beobachtungen der Vorgänger von O. HERTWIG (SCOTT, OSBORN, VAN BAMBECKE), welche ich bestätigen kann, unrichtig ist. Denn in der Beweisführung O. HERTWIGS wird es schon dadurch hinfällig, daß er, wie ich zeigte, das Mesoderm „von Anfang an“ gar nicht gekannt hat und trotz der wider-

sprechenden Angaben seiner Vorgänger von den ihm allein bekannten älteren Stadien auf die früheren zurückschloß.

Dadurch wird aber auch schon das 2. Argument gegenstandslos, dessen bildlicher Ausdruck sich bereits in der „Coelomtheorie“ findet und als besonders überzeugend in die Entwicklungsgeschichte O. HERTWIGS und andere Lehrbücher (WIEDERSHEIM) übergegangen ist. Denn nehmen wir auch an, die angeführte Beobachtung O. HERTWIGS von der Fortsetzung der Urdarmhöhle in die Leibeshöhle sei richtig, so kann sie doch für eine wirkliche Ausstülpung nur dann verwertet werden, wenn wenigstens die zwei Grenzschichten des angeblichen Enterocoels von Anfang an vorhanden sind. Diese fehlen aber, wie gesagt, teils ganz oder sind durch eine ganz unregelmäßige Schichtung der Mesodermplatten ersetzt. Endlich hat auch in diesem Falle O. HERTWIG stille Selbstkritik geübt und jenes 2. Argument weder in der Zusammenfassung seiner Resultate (Nr. 10, S. 113), noch auch später in seinem Lehrbuch, bei der Beschreibung jener Abbildungen (Nr. 10, Taf. II. Fig. 9. 10) wiederholt (Nr. 11, S. 87), dort vielmehr den Mangel eines wirklichen Hohlraums in den Mesodermanlagen der Tritonen mehrfach betont. Auch werde ich noch Gelegenheit haben, die Täuschung, welcher O. HERTWIG zum Opfer fiel, genügend zu erklären.

Drittes Ergebnis: Die Thatsachen, welche O. HERTWIG anfangs für seine Ausstülpungstheorie bezüglich des Mesoderms angeführt hat, sind, zum Teil nach seinem eigenen stillschweigenden Zugeständnis, unrichtig, und jene Theorie steht mit der wirklichen Beobachtung im vollen Widerspruch.

Trotzdem hält O. HERTWIG die Lehre von der ursprünglichen Sackform der Mesodermplatten nicht nur der Tritonen, sondern überhaupt aller Wirbeltiere aufrecht, natürlich unter der Voraussetzung, daß jene Platten zu beiden Seiten der Chordaanlage aus dem Entoderm hervowachsen. Allerdings seien sie „keine hohlen Aussackungen“ wie bei *Amphioxus*, „sondern solide Zellwucherungen“ (Nr. 11, S. 83); dennoch wären sie „als Leibessäcke zu deuten“, welche „durch einen Ausstülpungsprozefs zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie bei *Amphioxus* entstanden sind“, wobei nur die beiden Blätter des Sackes durch den massigen Nahrungsdotter fest zusammengeprefst wären (S. 85. 87. 103); dafür sprächen insbesondere — bei diesem letzten und wichtigsten Beweise vermeidet O. HERTWIG in seinen beiden genannten Arbeiten seine embryologischen Beobachtungen zu erwähnen — 1. die spätere Entstehung der Leibeshöhle im soliden Mesoderm, 2. die epitheliale Beschaffenheit ihrer Wände und die daraus hervorgehenden Drüsen, 3. die ebenfalls soliden Anlagen vieler anderer Organe, welche eigentlich „hohl sein sollten“ (Nr. 10, S. 113. 114, Nr. 11, S. 103)! Daher heifst es zum Schluß kurz und bündig: „Bei allen Wirbeltieren bilden sich an der Decke des Urdarms zwei seitliche Ausstülpungen des inneren Keimblattes, durch welche der Urdarm in einen mittleren Raum, den sekundären Darm, und in zwei seitliche Räume, die beiden Leibessäcke, abgeteilt wird“ (Nr. 11, S. 105).

Wer dieses Raisonnement O. HERTWIGS für sich allein prüft, wird sich vergeblich bemühen, daraus einen unzweideutigen, präzisen Sinn oder ein konsequent durchgeführtes Verfahren herauszulesen. Zuerst werden einige spätere Entwicklungsstufen von der Mesodermbildung der Amphibien untersucht, um daraus und mit Hilfe gewagter Schlüsse die erste Entstehung desselben Mesoderms in einem schon vorher genau bestimmten Sinn zu konstruieren. Nachdem O. HERTWIG mit

dieser Untersuchung ein ganzes Buch gefüllt und dabei vielfach die Angaben eines Kapitels in einem andren teils widerrufen, teils merklich abgeschwächt hat, verzichtet er zum Schluß ganz darauf, seine angeblichen Beobachtungen, welche aber in der That dem von anderen wirklich Beobachteten widersprechende Trugschlüsse sind, noch weiter ins Feld zu führen und behauptet einfach, daß die Mesodermplatten Urdarmdivertikel seien, wenngleich die Beobachtung dies nicht zeige, d. h. eigentlich ganz bestimmt das Gegenteil beweise. —

Läuft nun HERTWIGS Ansicht etwa darauf hinaus, daß die soliden, vom Ektoderm sich abspaltenden Mesodermplatten der Wirbeltiere den Urdarmdivertikeln des *Amphioxus* bloß homolog seien?

Diese Annahme verbietet sich einfach dadurch, daß ja alsdann der ganze kritische und Beweisapparat völlig überflüssig und die letzte Zusammenfassung der Ergebnisse völlig verkehrt war. Die Homologie zweier Bildungen ist doch nicht etwa an die identische Erscheinung derselben gebunden; es konnte daher der verwandtschaftliche Zusammenhang zwischen den fraglichen Mesodermbildungen mit wenigen Worten bewiesen werden, ohne an der nun einmal unwiderleglichen Thatsache, daß die eine sackförmig, die andere dagegen vollkommen solid angelegt wird, herumzudeuteln.

Was aber O. HERTWIG mit seinem ganzen Raisonnement eigentlich gemeint hat, erfährt man erst aus einem andern seiner Bücher, aus der „Coelomtheorie.“

Die Coelomtheorie der Gebrüder HERTWIG ist eine höchst einfache und einheitliche Darstellung der Mesodermbildung aller Tiere, konzipiert und ausgeführt nach gewissen „allgemeinen Grundanschauungen.“ Das bisher so genannte „Mesoderm“ entstehe überall entweder als „Mesenchym“ oder als „Enterocoel“; und mit diesen zwei Mesodermbildungen korrespondiere die ganze übrige Organisation und Gewebsbildung. Folglich „wird man bei einer genauen Kenntnis der Organisation und Histiologie eines ausgebildeten Tieres sich Rückschlüsse auf die ursprünglichen Entwicklungsprozesse gestatten dürfen“; namentlich, wenn „die Deutung entwicklungsgeschichtlicher Bilder mit Schwierigkeiten verknüpft ist“ (Nr. 12, S. 20). Daher müsse man bei „Beobachtung des embryonalen Geschehens mehr als bisher das Endziel der embryonalen Prozesse, die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten der definitiven Zustände in das Auge fassen“ und dadurch „die Gefahr vermeiden, Entwicklungsvorgänge als gleichartig zu betrachten, welche miteinander nichts zu thun haben, da sie zu ganz entgegengesetzten Resultaten führen“ (S. 21).

Nach diesen Grundsätzen haben die Gebrüder HERTWIG die Reihe der „Enterocoelien“ festgestellt, zu denen u. a. die Anneliden gehörten, obgleich die Beobachtung in allen Fällen den strikten Gegenbeweis führte, ferner die Nematoden, trotzdem ihr Coelom auch im fertigen Zustande einer eignen visceralen Wandung entbehrt, also zu keiner Zeit sackartig ist. Und aus diesen Grundsätzen einer so zu sagen korrigierten Beobachtung versteht sich dann auch das gleiche Resultat HERTWIGS bei den Wirbeltieren.

Wie man sieht, enthält die Coelomtheorie nicht etwa bloß eine Hypothese über den Zusammenhang verschiedener Mesodermbildungen, sondern sie präsentiert sich als ein Versuch, in die vergleichende Entwicklungsgeschichte eine neue Erkenntnistheorie einzuführen, nämlich die Konstruktion der wirklichen Entwicklung eines Körperteils nach den „Endresultaten“, wenn es nicht anders geht, auch im Widerspruch mit der Empirie.

Natürlich wird niemand es ohne weiteres für unzulässig erklären, daß aus der Anatomie und Histiologie der fertigen Tiere auf deren Entwicklung überhaupt geschlossen wird, wenngleich die Sicherheit solcher Analogieschlüsse nur eine sehr beschränkte ist. Unter allen Umständen sind sie aber nur als ein Ersatz der noch fehlenden unmittelbaren und vollständigen Beobachtung statthaft. Daß sie aber zu maßgebenden „Grundanschauungen“ erhoben werden, welche nicht etwa bloß die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen beeinflussen, sondern eingestandenermaßen angesichts eines offenbaren Widerspruchs der letzteren in letzter Instanz über die „Thatsachen“ entscheiden, — dies heißt denn doch nichts weiter als der Zoologie und Naturwissenschaft überhaupt die empirische Grundlage entziehen und durch aprioristische Begriffe ersetzen, damit aber überhaupt die induktive Methode der modernen Naturwissenschaften über den Haufen werfen.

Allerdings suchte HERTWIG sein Verfahren dadurch zu rechtfertigen, daß er die Einseitigkeit einer bloß anatomischen oder ausschließlich entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung vermieden, dagegen stets „das Ganze der Organisation ins Auge gefaßt“ und sich bemüht habe, sie „nach allen Richtungen zu durchforschen und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus zu betrachten, um so auf mehreren Wegen zu einheitlichen Auffassungen zu gelangen“ (No. 12, S. 24. 108). Wenn man aber genau zusieht, wie HERTWIG zu einer solchen einheitlichen Auffassung bezüglich der Entwicklung des Mesoderms der Chordaten gelangte, wenn man ferner erfährt, daß und wie er, zur Vermeidung jener schlimmen Einseitigkeit, im „ausgebildeten Tier den Gang seiner Entwicklung wiederzufinden sucht“, und die entwicklungsgeschichtlichen „Beobachtungen“ nach den Endergebnissen des Entwicklungsverlaufs einrichtet (S. 21. 24), dann darf man billig zweifeln, ob HERTWIG bei seiner Vielseitigkeit zu einer klaren Erkenntnis dessen gekommen ist, was uns hier doch in erster Linie interessiert, — nämlich des Wesens der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.

Um zum Schluß zu kommen — HERTWIG geht davon aus, daß die embryonale Entwicklung der Tiere aus ihrem fertigen Zustande nicht etwa hypothetisch und ausnahmsweise, sondern mit solcher Bestimmtheit erschlossen werden könne, daß die auf diese Weise hergestellte Entwicklungsgeschichte selbst dann zu Recht zu bestehe, wenn auch die unmittelbare Beobachtung ihr widerspreche. In Anwendung dessen behauptet HERTWIG, daß die Mesodermplatten der Wirbeltiere, gemäß gewisser histiologischer Spekulationen, als Entodermdivertikel entstehen, wenngleich sie bisher nur als solide Zellschichten gesehen wurden. Nach meiner Ansicht ist aber jene Voraussetzung HERTWIGS naturwissenschaftlich unzulässig und seine darauf gebaute Schlußfolgerung bezüglich des Mesoderms der Wirbeltiere hinfällig, selbst bevor sie durch positive Beobachtungen widerlegt ist.

Nachdem durch diese ganze Auseinandersetzung der Nachweis geführt ist, daß für die Coelomtheorie und ihre Konsequenzen in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere kein Platz ist, kehre ich zu der einzig zulässigen empirischen Behandlung der letzteren zurück, um auf diesem Wege die Vergleichung der Mesodermbildung der Wirbeltiere durchzuführen.

Welche Bedeutung für eine vergleichende Entwicklungsgeschichte des Mesoderms der Wirbeltiere überhaupt diejenige der Neunaugen hat, wird erst dann ersichtlich, wenn man die letzteren mit

den niederen Chordaten, Amphioxus und den Tunikaten, vergleicht, bei denen man mit Recht einen ursprünglichen Verlauf der Mesodermbildung annehmen darf.

Beginnen wir mit Amphioxus, so darf man sich nicht mit der herkömmlichen Vorstellung begnügen, daß das Mesoderm von Amphioxus durch „Ausstülpungen“ des Urdarms entstehe. Eine eingehende Prüfung seiner Entwicklung führt vielmehr zu einer ganz andren Auffassung.

Die breite Decke des Urdarms oder das dorsale Entoderm von Amphioxus zeigt schon im ersten Anfang seiner Vorbildung eine Dreiteilung, indem sein Mittelteil durch zwei oberflächliche Rinnen von den zwei Seitenteilen geschieden wird (Holzschnitt I *a, b*). Diese wiederum, welche die abgerundeten seitlichen Kanten jener Decke bilden, sondern sich in ähnlicher Weise von dem ventralen Entoderm ab und erscheinen daher nach innen rinnenförmig gebogen (Nr. 9). Diese Seitenteile sind die noch sehr weiten Mesodermfalten, der sie verbindende Mittelteil die Chordaanlage, denn wenn sich auch namentlich in der Schwanzgegend¹ einige Randzellen dieses Teils später dem Darmblatt anschließen und in dasselbe übergehen (Nr. 9, S. 50. 51), so ist doch nicht nur seine Hauptmasse für die Chorda bestimmt, sondern läuft auch sein ganzer späterer Entwicklungsgang speziell auf diese Bildung hinaus. Während nämlich die Mesodermfalten sich immer mehr zusammenziehen und in die beiden Buchten zwischen dem Medullarrohr und der Haut sich einfügen, biegt sich zwischen ihnen auch die Chordaanlage rinnenförmig aus, aber weniger durch Erhebung, welche durch das Medullarrohr verhindert wird, als durch Hinabkrümmung der Seitenränder, wodurch sie aber infolge veränderter Zellenstellung sich von den Mesodermfalten sondern (Holzschnitt I *c*. S. 32.)

Zuletzt schnüren sich die letzteren von der Chordaanlage und dem ventralen Entoderm oder Darmblatt ab, indem dieses bis zu den Seitenrändern der Chordaanlage sich hinaufschiebt und mit ihnen verbindet. Die Chordaanlage wird darauf faltenförmig, die Falte schließt sich zu einem soliden Zellenstrang und dieser löst sich von dem unter ihm zu einem fortlaufenden Epithel zusammenfließenden Darmblatt gerade so ab, wie es von den gleichen Teilen der Neunaugen geschildert wurde. Endlich sei hier noch kurz erwähnt, daß die Mesodermplatten während ihrer röhriigen Zusammenziehung durch quere Einschnürungen in einzelne Mesomeren zerfallen, und daß dieser Prozeß am Vorderende des Körpers anfängt und nach hinten fortschreitet.

Aus diesen Thatsachen ergeben sich folgende wichtige Schlusfolgerungen.

1. Bei Amphioxus entstehen Chorda und Mesodermplatten nicht durch völlig getrennte Ausstülpungen des dorsalen Entoderms, dessen übrige Teile das bleibende dorsale Darmepithel herstellen, sondern es geht vielmehr dieses ganze dorsale Entoderm (mit Ausnahme einiger Zellen) in Chorda und Mesoderm über, während das ventrale Entoderm unter diesen Teilen von beiden Seiten aufwärts wächst und sich zum definitiven dorsalen Darmepithel vereinigt.

2. Die Anlagen der Chorda und der Mesodermplatten bilden daher eine zusammenhängende und nur dreifach ausgebogene Platte, auch nachdem dieselbe oder eben das dorsale Entoderm vom ventralen bereits deutlich abgesetzt ist.

3. Die Trennung jener drei Anlagen voneinander und vom ventralen Entoderm

¹ HATSHECKS Abbildungen machen die bezügliche Angabe in der That nur für die hinterste Körpergegend wahrscheinlich.

(Darmblatt) erfolgt so, daß zuerst die beiden Mesodermplatten sich röhrenförmig abschnüren und darauf die Chordaplatte dasselbe wiederholt, nachdem sie mit den unter ihr zusammenwachsenden Rändern des Darmblatts in eine vorübergehende Verbindung getreten ist.

Es läßt sich nicht leugnen, daß diese Mesodermbildung von *Amphioxus* sehr bedeutsame Übereinstimmungen mit derjenigen von *Petromyzon* und andern Wirbeltieren enthält. Dies erklärt wohl, rechtfertigt aber nicht die Versuche, die daneben bestehenden, nicht weniger augenfälligen Unterschiede beider Entwicklungsreihen durch eine kühne Deutung des Beobachteten ganz zu beseitigen und insbesondere Chorda und Mesoderm bei diesem oder jenem Wirbeltiere für „Ausstülpungen“ des Entoderms zu erklären, weil dies nach dem Befunde bei *Amphioxus* als der ursprüngliche Zustand der „Urwirbeltiere“ erscheine. Denn es ist ganz irrig, anzunehmen, daß die verwandtschaftliche Übereinstimmung in der Entwicklung zweier Tiere sich unter allen Umständen in einer mehr oder weniger vollständigen Identität der sichtbaren Bildungen äußern müsse, deren nun einmal nicht zu leugnende Unterschiede folglich als ganz untergeordnete und gewissermaßen zufällige, „cenogenetische“ aufzufassen wären. Im Fortschritt der stammesgeschichtlichen Umbildung und Divergenz stellen sich vielmehr die Abänderungen zuerst und notwendig sich steigernd in den Einzelheiten und Besonderheiten der sichtbaren Bildung ein, so daß die volle Übereinstimmung der letzteren thatsächlich schwindet und nur der gleiche Kausalzusammenhang ihrer Entstehung bei den verschiedenen Tieren den gemeinsamen Ursprung anzunehmen gestattet. Der entwicklungsgeschichtliche Vergleich hat also nicht sowohl die vorliegenden Verschiedenheiten der verglichenen Bildungen wegzudisputieren, sondern sie gerade als die notwendigen Wirkungen der fortschreitenden Stammesentwicklung anzuerkennen; nicht nach einem völlig unveränderlichen Erbe unabsehbarer Generationsreihen, sondern nach der gesetzmäßig fortschreitenden Divergenz ihrer Bildung von dem gemeinsamen Ausgangspunkte aus zu suchen.

Vergleichen wir die Mesodermbildung unserer Tiere unter diesem Gesichtspunkte, so ergibt sich ihre verwandtschaftliche Übereinstimmung und daher der gemeinsame Ausgang ebenso leicht, als sich anderseits ihre Verschiedenheit aus der fortschreitenden Abänderung erklärt.

In beiden Fällen, bei *Amphioxus* und bei *Petromyzon*, sehen wir das die Urdarmhöhle überdeckende und überragende Entoderm — dorsales Entoderm — sich als dreifach ausgebogene aber einheitliche Platte vom ventralen Entoderm ablösen, indem dieses unter dem ersteren zusammenwächst (Holzschn. I. II). Diese allgemeine Übereinstimmung ist ferner augenscheinlich die Folge gleicher Ursachen, denn es liegt auf der Hand, daß den Ausstülpungen der Chorda und beider Mesodermplatten von *Amphioxus* sowie der damit zusammenhängenden Vereinigung des ventralen Entoderms zum geschlossenen Darmblatt eine Ausbreitung des ganzen Entoderms nach dem Rücken hin zu Grunde liegt. Und ganz dasselbe läßt sich für *Petromyzon* behaupten; wenigstens ist nach meiner Ansicht die Wölbung seiner Mesodermplatten und der Chordaanlage, sowie die dorsale Zusammenziehung des Darmblattes gar nicht anders zu erklären, besonders wenn man diese Vorgänge im Kopfe schon vor der Ablösung der Mesodermplatten an dem noch indifferenten Entoderm sich abspielen sieht.

Diese Übereinstimmung im Kausalzusammenhange der beiderseitigen Vorgänge, welche sich an unzweifelhaft homologen Keimteilen vollziehen, beweist ganz evident, daß sie auf einen gleichen Ursprung zurückzuführen sind.

Daneben sind aber die Unterschiede auf beiden Seiten nicht zu übersehen. Bei *Amphioxus* ist und bleibt das ganze Entoderm während seiner Umbildung ein einschichtiges Epithel, dessen dorsale und ventrale Hälfte mit ihren Rändern fortlaufend zusammenhängen (Holzsch. I a). Sobald also die erwähnte Ausbreitung dieses Epithels beginnt, seine dorsale Hälfte sich dreifach hervorwölbt, die Ränder seiner ventralen Hälfte aber gleichzeitig einander entgegenrücken, ist die Ablösung zuerst des Mesoderms, dann der Chorda unter dem Bilde einer Ausstülpung und Abschnürung ganz natürlich (Fig. I b, c).

Bei *Petromyzon* ist aber das ganze Entoderm nicht nur überhaupt mehrschichtig, sondern insbesondere dadurch verändert, daß die für die Ränder des Darmblattes, d. h. des Homologons der ventralen Entodermhälfte von *Amphioxus* bestimmten Zellenmassen von Anfang an unter die künftigen Mesodermplatten und zwar bis zur Chordaanlage vorgeschoben erscheinen (Holzsch. II a). Mit andern Worten: das was bei *Amphioxus* erst Erfolg eines sekundären Vorgangs ist, nämlich das Vorrücken des Darmblattes unter das dorsale Entoderm, ist bei *Petromyzon* auf eine frühere Entwicklungsstufe verlegt, wann das ganze Entoderm noch ungesondert ist. Deshalb liegen die Mesodermplatten vom *Petromyzon* niemals frei über der Darmhöhle wie bei *Amphioxus*, sondern ruhen schon im ungesonderten Zustande auf den Darmblatträndern und können daher niemals durch eine „Ausstülpung“, sondern nur durch „Abspaltung“ sich von denselben ablösen (Holzsch. II b).

Diese Unterschiede beruhen also auf einer zeitlichen Verschiebung „ererbter“ Entwicklungsvorgänge der Neunaugen in eine frühere Entwicklungsperiode, oder, was nach meiner Auffassung dasselbe ist (Nr. 65. 14), auf einem stammesgeschichtlichen Fortschritt ihrer Entwicklung gegenüber derjenigen von *Amphioxus*.

Die Verschiedenheit der Chordabildung ist allerdings weniger auffallend, aber immerhin vorhanden. Denn bei *Petromyzon* wird die flache rinnenförmige Anlage nicht faltenförmig, sondern sofort zu einem cylindrischen Strange zusammengezogen, wahrscheinlich wegen ihrer Abweichung von einer ganz regelmäßigen epithelialen Bildung.

In notwendiger Folge der geschilderten Verschiedenheit beider Mesodermanlagen divergiert auch ihre weitere Entwicklung. Die Quergliederung ist freilich in beiden Fällen ein durchaus identischer Vorgang; die dadurch entstehenden Mesomeren des *Amphioxus* sind aber infolge der Ausstülpung der epithelialen Mesodermplatten von Anfang an hohl, während die Mesomeren und deren Fortsetzung, die Seitenplatten, bei *Petromyzon* sich erst nachträglich aushöhlen. Und doch sind die beiderlei Höhlungen und deren Innen- und Außenwand (Visceral-, Parietalblatt) homolog; denn wenn die Ausstülpung und Abschnürung der Mesomeren bei *Amphioxus* aus einer beschleunigten Ausbreitung der Mesodermplatten unter entsprechender Zellenvermehrung hervorgeht, so läßt sich im Grunde derselbe Vorgang auch bei *Petromyzon* bestätigen. Einmal rückt der durch Teilungen entstehende Zellenüberschuß ihrer Mesodermplatten an die Unterseite der sich emporwölbenden Außenschicht, und ferner ist, wie ich hervorhob, eine Zusammenschiebung der Platten vom Seitenrande her nicht zu verkennen, wodurch wahrscheinlich ebenfalls Zellen unter die Außenschicht gelangen (Taf. II. III), ähnlich dem lateralen Umschlag der Mesodermplatte bei *Amphioxus* (vgl. Nr. 9, Fig. 94. 97 u. Holzsch. I c).

Endlich sei hier noch auf die bedeutsame Übereinstimmung beider Formen hingewiesen, daß die bilaterale Entwicklung der Mesodermplatten früher beginnt und zum Abschluß kommt, als diejenige

der sie verbindenden Chordaanlage. Es darf daraus gewiß mit Recht geschlossen werden, daß die Chordabildung erworben wurde, nachdem die bilaterale Mesodermbildung bei den Vorfahren der Chordaten bereits bestand.

Unzweifelhaft läßt sich aus diesen Vergleichen der Schluß ziehen, daß die äußerlich verschiedenen Mesodermbildungen der verglichenen Chordaten nicht nur durchaus homolog und gemeinsam von weiter zurückliegenden chordalosen Stammformen abzuleiten sind, sondern auch, daß *Petromyzon* in seiner Mesodermbildung einen Fortschritt gegenüber *Amphioxus* aufweist (vgl. S. 26). In notwendiger Folge davon, daß die für das Mesoderm bestimmte Keimmasse von Anfang an auf den vorgeschobenen Rändern des Darmblattes ruht und von der Begrenzung des Urdarms ausgeschlossen ist, müssen die Mesodermplatten sich von dem Darmblatt abspalten und können durch eine Ausstülpung des Urdarms, d. h. durch Enterocoelie überhaupt nicht entstehen.

Dieses Ergebnis könnte nun freilich den Nachweis vortäuschen, daß *Petromyzon*, obgleich selbst kein Enterocoelier, dennoch notwendig von einem solchen (*Amphioxus*) abstammen müsse. Es ist aber dagegen zu bemerken, daß der unverkennbare Fortschritt in der Mesodermbildung, von welchem eben die Rede war, wesentlich darin beruht, daß die Mesodermanlage, statt erst sekundär von der Begrenzung des Urdarms ausgeschlossen zu werden, es von Anfang an ist, und daß dabei der Umstand gleichgültig ist, daß die Ablösung des Mesoderms vom Darmblatt und der Chorda im ersten Fall unter der Form einer Ausstülpung erfolgt. Denn die stammesgeschichtlichen Folgen blieben genau dieselben, wenn das Mesoderm von *Amphioxus*, statt sich auszustülpen, als solide Masse vom übrigen Entoderm abgeschnürt würde. Auch ist diese Möglichkeit einer nicht enterocoelen Stammform des Mesoderms von *Petromyzon* um so mehr zu betonen, als die Chordatengruppe der Tunikaten jene supponierte Mesodermbildung in der That aufweist.

Nach den Untersuchungen von SEELIGER (Nr. 20) trennt sich bei den zusammengesetzten Ascidien das dorsale von dem ventralen Entoderm ebenfalls dadurch, daß das letztere unter jenem schlauchförmig zusammenwächst, es also aus der Urdarmwand hinausdrängt. Dabei findet aber keinerlei Ausstülpung des dorsalen Entoderms statt, sondern es zerfällt einfach in drei schmale einschichtige Platten, deren mittlere, aus zwei Zellenreihen bestehend, die Chorda darstellt, während die sie einfassenden seitlichen Platten sich von ihr ablösen und mit dem dadurch freiwerdenden Innenrande in die Höhe wachsend zu den selbständigen Mesodermplatten werden.

Wie man sieht, beruht der einzige Unterschied in der Mesoderm- und Chordabildung der Tunikaten und Leptokardier in der äußeren Form der Ablösung beider Anlagen: bei der ersteren trennen sie sich als Platten, bei der andern als röhrlige Ausstülpungen vom Darmblatt ab. In ihrer Beziehung zur Mesodermbildung von *Petromyzon* stehen sich beide Gruppen ganz gleich, und ich halte es gegenwärtig gar nicht für möglich, eine Entscheidung zu treffen, welcher von ihnen darin der Vorzug als Stammform von *Petromyzon* und der Vertebraten überhaupt gebührt.

Ebenso muß es dahingestellt bleiben, ob *Amphioxus* oder die Tunikaten die ursprünglichere Form der Mesodermbildung besitzen. Daß die „Ausstülpung“ an sich eine einfachere, ursprünglichere Form der Ablösung darstelle, läßt sich durch den Hinweis auf die Gastrula schlagend widerlegen, deren Invagination jedenfalls aus indifferenten Gastrulationsprozessen hervorging (vgl. Nr. 7. 8).

Folglich kann auch die Möglichkeit nicht bestritten werden, daß ein Enterocoel, wie dasjenige von *Amphioxus*, aus einem solid abgespaltenen Mesoderm hervorging. Ferner kann der Mangel eines Mesocoels bei den Tunikaten ebensowohl als ein ursprünglicher Zustand, wie als Erfolg einer Rückbildung aufgefaßt werden, während eine solche Rückbildung des Enterocoels von *Amphioxus* zweifellos vorliegt, ihn also unter allen Umständen aus der direkten Ahnenreihe der Vertebraten ausschließt.

Kurz — an Stelle der beliebten Hypothese, daß *Amphioxus* als nächste bekannte Stammform der Vertebraten aufzufassen und ferner alle diese Formen zusammen von Enterocoeliern abzuleiten wären, sehe ich eine ganze Reihe verschiedener, zunächst noch gleichberechtigter Möglichkeiten.

Befriedigender ist aber nun der Aufschluß, den uns die vergleichende Entwicklungsgeschichte bei der weiteren Untersuchung der Mesodermbildung über *Petromyzon* hinaus erteilt.

Nach meinen eignen Untersuchungen schließen sich von allen Wirbeltieren die Amphibien und unter diesen wieder die Urodelen in der Mesodermbildung am engsten an die Neunaugen an. Bei *Triton taeniatus* ist das dorsale Entoderm in der Decke des eben angelegten Urdarms ebenfalls locker gefügt und unregelmäßig mehrschichtig (1. Stufe. — Fig. 45). In dem Maße als es sich in der Längsrichtung ausdehnt, wird es kleinzelliger und in einem medianen Streifen dünner, endlich einschichtig (2. Stufe. — Fig. 46). Darauf spalten sich die Seitenteile in eine obere und eine tiefere, die Urdarmhöhle begrenzende Zellenlage, welche beide mit dem einschichtigen medianen Streifen zusammenhängen (3. Stufe — Fig. 47). Es sind darin die unregelmäßig geschichteten Mesodermplatten, die beiden Hälften des dorsalen Darmblatts und die sie vereinigende Chordaanlage nicht zu verkennen. Ich bestätige damit vollständig die Darstellung BELLONCIS (Nr. 21).

Diese Beobachtungen widerlegen die von SCOTT und OSBORN, sowie von LAMPERT geäußerte, aber lediglich aus spätern Stadien entnommene Ansicht, daß das Mesoderm der Urodelen bereits während der Einstülpung des Entoderms aus zwei getrennten Platten besteht. Die jüngsten von diesen Forschern beobachteten Stadien entsprechen eben der dritten von mir beschriebenen Entwicklungsstufe. Ebenso wird die ganze Reihe von Annahmen, welche O. HERTWIG für die Mesodermbildung der Urodelen aufstellte, durch jene Thatsache von der Abspaltung ihres Mesoderms einfach gegenstandslos. Er ging eben erst von denjenigen Zuständen aus, welche ich als vierte Stufe der Mesodermbildung bezeichne, wobei die beiden Ränder des Darmblatts sich allerdings mehr oder weniger von der Chorda ablösen, um unter ihr zusammenzurücken, während die Mesodermplatten noch ohne Unterbrechung mit ihr zusammenhängen (Fig. 50—52).¹

Auch darin stimmen die Urodelen vollkommen mit *Petromyzon* überein, und die abweichende Auffassung des ganzen Vorgangs durch O. HERTWIG ist nur daraus verständlich, daß er in Unkenntnis der vorausgegangenen Entwicklungsstufen sich dieselben theoretisch zurechtlegte. Daher stammt die wenigstens im Anfange seiner Untersuchungen besonders hervorgehobene Angabe, daß die Unterbrechung des Zusammenhangs von Chordaanlage und Darmblatt auf eine spaltförmige Verbindung der Urdarmhöhle und der intramesodermalen Leibeshöhle zu beziehen sei. In Wirklichkeit besteht

¹ Die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen des Mesoderms und der Chorda der Urodelen sind ebenso wie bei *Petromyzon* in den verschiedenen Regionen desselben Embryo nachweisbar, nämlich die am meisten vorgerückten Stadien ungefähr in der Mitte des Rückens, die jüngeren nach beiden Körperenden hin sich anschließend.

aber zur selben Zeit noch gar nicht einmal eine regelmässige Zweischichtung der Mesodermplatten, geschweige denn ein Mesocoel. Wie bereits SCOTT und OSBORN (Nr. 19, Fig. 4) und VAN BAMBECKE (Nr. 1, Fig. 8, 9) angaben, ist das junge Mesoderm des Urodelen z. T. einschichtig, namentlich beim Übergange in die Chordaanlage ist diese Einschichtigkeit oft so auffällig, daß dadurch das Bild eines ununterbrochen epithelialen dorsalen Entoderms noch prägnanter wie bei *Petromyzon* hervortritt (Fig. 50. 51).

Gleichzeitig ist die submesodermale Spalte sehr scharf ausgeprägt und läuft nicht selten ganz deutlich zwischen dem Darmblattrande und der Chorda in die Urdarmhöhle aus (Fig. 50. 52). Natürlich könnte diese Mündung der Spalte zur Verwechselung mit dem Eingange in ein Enterocoel nur dann Veranlassung geben, wenn die Mesodermplatten bereits bis zur Chorda regelmässig zweischichtig sind; und solche Bilder haben gerade O. HERTWIG zur Illustration seiner Theorie gedient. Sobald man aber an jüngeren Stadien dieselbe Mündung antrifft, welche angesichts nicht gespaltener und gar einschichtiger Mesodermplatten eben nur zur submesodermalen Spalte gehören kann (Fig. 50. 51), muß die ganze Enterocoeltheorie zusammenfallen.

Über die weiteren Entwicklungsstufen der Mesodermplatten und der Chorda der Urodelen sei hier nur bemerkt, daß die Chordaanlage dadurch, daß sie gerade so wie bei *Petromyzon* unter merklicher Verschmälerung ihre Ränder abwärts krümmt, sich von den Mesodermplatten trennt und dagegen mit den Rändern des Darmblatts wieder eine vorübergehende Verbindung eingeht (Fig. 48. 49). So unrichtig daher die erste Angabe O. HERTWIGS ist, daß „Chordaentoblast“ und „Darmenoblast“ von Anfang an getrennt seien, so ist anderseits auch die entgegengesetzte Behauptung LAMPERTS zurückzuweisen, daß der Zusammenhang dieser Teile erst dann unterbrochen würde, wenn die rinnenförmige Chordaanlage sich zum Strange abschnürt und die Darmblattränder sich unter ihr vereinigen.

Die Chordaanlage der Urodelen ist also ebensowenig wie diejenige der Neunaugen oder des *Amphioxus* als eine Ausstülpung oder überhaupt als ein Erzeugnis des Darmblattes aufzufassen. Bei *Amphioxus* ist die Chordaanlage — selbst wenn sie einige künftige Darmblattzellen enthält — von der eigentlichen Darmblattanlage anfangs und einige Zeit hindurch räumlich getrennt; bei *Petromyzon* und *Triton* berühren sie sich allerdings, doch meist bei gleichzeitiger deutlicher Sonderung und während eines vollkommenen Zusammenhangs der Chorda mit den Mesodermplatten. Es läßt sich daher vielmehr die Auffassung geltend machen, daß nach der ersten Sonderung des dorsalen Entoderms bei *Amphioxus*, *Petromyzon* und *Triton* Chorda und Mesodermplatten einige Zeit hindurch eine zusammenhängende und vom Darmblatt getrennte Schicht bilden. Die Chorda löst sich früher oder später, durch Ausstülpung oder Abschnürung aus dieser Schicht, aber weder aus dem Darmblatt noch aus dem indifferenten Entoderm heraus.

Ganz anders stellt sich die Mesoderm- und Chordabildung bei den anuren Amphibien dar. Auf Grund erneuerter Untersuchungen an *Bombinator igneus* und *Pelobates fuscus* muß ich meine früheren Angaben, namentlich gegenüber O. HERTWIG voll und ganz aufrecht erhalten, während ich anderseits deren soeben durch O. SCHULTZE (Nr. 16) erfolgte Bestätigung in allen wesentlichen Stücken mit Genugthuung verzeichne.

Von SCHULTZE weiche ich nur in zwei Punkten ab. Erstens nimmt er an, daß das dorsale Darmblatt vom Beginn der Gastrulation an, „zwar normalerweise nicht durch eine Spalte, aber doch durch besondere Struktur von einem kontinuierlichen Mesoderm getrennt sei“ (Nr. 16, S. 4). Ich habe dagegen das dorsale Entoderm, solange seine den Darmraum auskleidende Grenzschicht noch nicht durch einen Spalt von der übrigen Masse abgetrennt ist, für eine ungesonderte, einheitliche Keimschicht erklärt (Nr. 4. 5) und finde keine Veranlassung dies zurückzunehmen. Denn außer durch ihr etwas größeres Volumen und festeren Zusammenschluß unterscheiden sich jene oberflächlichen Zellen nicht von den übrigen, mit denen sie noch vielfach im innigsten Zusammenhange stehen (Fig. 53). Dies genügt aber nicht, sie als besondere Schicht aufzufassen, obgleich ihre vollkommene Absonderung schon eingeleitet sein mag.

Der zweite Differenzpunkt betrifft den von SCHULTZE sogenannten „Primitivstreif“ von *Rana* Nr. 96, S. 1 u. flg.). Er nennt so eine mediane Verwachsung des Ektoderms und Mesoderms, welche „gegen Ende der Gastrulation“ sich über die hintere Hälfte des Rückens erstrecke (a. a. O. Taf. XXVIII), gleich nach vollendeter Gastrulation und vor der Chordabildung wieder verschwinde (Taf. XXIX), und durch welche „dem mittleren Blatt eine größere Zellmasse zugeführt“ und dasselbe verdickt werde (Nr. 16, S. 15). Auch ich habe gelegentlich eine innige Verbindung des medianen Mesoderms der anuren Amphibien mit dem Ektoderm angetroffen, doch auf den geschilderten regelmäßigen Verlauf derselben nicht geachtet. Ich vermisste aber jede Spur einer Begründung dafür, daß während jener ganz kurz dauernden und beschränkten Verbindung ganze Massen von Ektodermzellen in das Mesoderm und insbesondere in die künftige Chorda einwandern, denn die gleichzeitige Verdickung des medianen Mesodermstreifens oder der Chordaanlage läßt sich viel einfacher und natürlicher durch eine Zusammenschiebung der Zellen von beiden Seiten erklären; dafür spricht, daß sie auch weit vor dem „Primitivstreif“ erscheint und, wie es auch SCHULTZE selbst richtig zeichnet, überall in das Ektoderm vorspringt, es verdünnt (Fig. 54), während dies gleich darauf, nachdem es sich tatsächlich einzusenken begonnen (Medullarrinne), auch naturgemäß gegen die Chorda vorspringt (Fig. 54).

Unverkennbar schloß aber SCHULTZE folgendermaßen. Eine lineare Verwachsung von Ektoderm und Mesoderm findet sich in dem von ihm gleich anfangs angeführten „Primitivstreifen der höheren Wirbeltiere“ (Nr. 16, S. 6), in welchem eine Einwanderung von Ektodermzellen in das Mesoderm stattfinden soll; der ähnlichen Verwachsung von *Rana* vindizierte daher SCHULTZE dieselbe Bedeutung. Dieses Schlußverfahren ist aber einfach unhaltbar. Der angebliche Primitivstreifen von *Rana* erstreckt sich durch die hintere Rückenhälfte des Embryo vor dem Prostoma, kann also dem Primitivstreifen der Amnioten nicht homolog sein, welcher bekanntlich an seinem Vorderende die deutlichen Reste eines *Canalis neurentericus*, also eines Teils vom Prostoma enthält.

Ferner ist für *Rana* in erster Linie das Verhalten der nächsten Verwandten und nicht dasjenige der Amnioten maßgebend. Bei den Urodelen aber, wo eine innige mediane Verbindung beider Keimschichten ebenfalls vorkommt, wird niemand daran denken, eine Zelleneinwanderung aus dem einen einfachen Cylinderepithel in das scharf abgegrenzte andere anzunehmen, ob man nun von einem Primitivstreif sprechen will oder nicht. Wollte man endlich eine solche Einwanderung dadurch wahrscheinlich zu machen suchen, daß sie ja doch im Bereich des Prostoma vorkomme, so erinnere ich an meine

frühere Bemerkung, daß und warum es unstatthaft ist, die Gastrulation als eine „Einstülpung des Ektoderms“ zu bezeichnen (Vgl. 5).

Meine eigne Darstellung der Mesodermbildung bei den anuren Amphibien kann ich sehr kurz fassen, da sie, wie bemerkt, wesentlich eine Wiederholung der früheren ist (Nr. 4. 5). Auch habe ich für die Abbildungen wiederum Unkenembryonen gewählt, weil sie mir die klarsten Bilder boten.

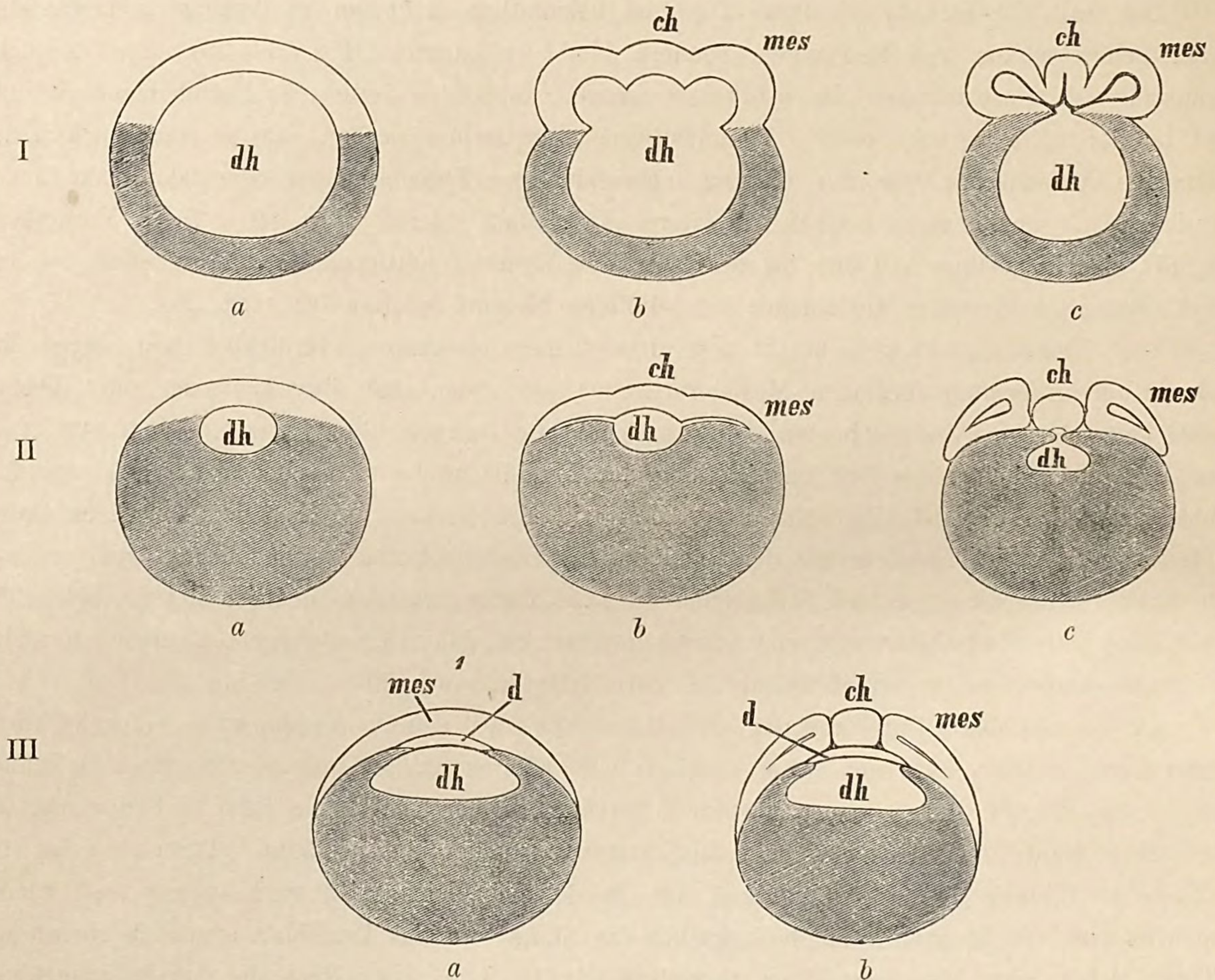
Das dorsale Entoderm dieser Tiere ist bekanntlich nicht nur im Anfange mehrschichtig, wie bei den Urodelen und Neunaugen, sondern bleibt es dauernd (Fig. 53—55). Die deutliche Absonderung des einschichtigen Darmblattes beginnt an beiden Seiten der Darmhöhlendecke und erfolgt in der Mitte etwas später. Es muß ferner hinzugefügt werden, daß es auch nach seiner vollständigen Absonderung von der übrigen mehrschichtigen Entodermmasse oder dem einheitlichen Mesoderm mit der Mitte desselben in festerer Verbindung bleibt (Fig. 54). Diese Verbindung beschränkt sich keineswegs auf den für die Chorda bestimmten mittleren Mesodermstreifen, sondern erstreckt sich noch bis unter die Ränder der künftigen Mesodermplatten (vgl. Fig. 55).

Die Chordaanlage entsteht aus dem früher erwähnten, verdickten und gegen das Ektoderm vorspringenden medianen Mesodermstreifen, so zwar, daß ihre konvexen oder ebenen Seitenflächen sich scharf von den beiden Mesodermplatten trennen, ihre Unterseite aber erst etwas später, doch noch immer vor der Entwicklung der Medullarfurche sich ebenso deutlich von dem Darmblatt abhebt (Fig. 54. 55). Zu dieser Zeit tritt die Grenze zwischen dem mittleren Darmblattstreifen, welcher insbesondere mit den Rändern der Mesodermplatten zusammenhängt, und den von ihnen durch einen Spalt getrennten Seitenteilen des Darmblattes besonders deutlich hervor, indem der mediale Rand jedes dieser Seitenteile nach unten vorspringt und dadurch den genannten submesodermalen Spalt gewissermaßen unter den Mittelteil des Darmblatts auslaufen läßt (Fig. 55).

Diese scheinbare Unterbrechung des Darmblatts der anuren Amphibien — eine wirkliche Unterbrechung kommt dort nur äußerst selten auf späteren Stadien und ganz begrenzt zu stande (Nr. 5) — hat für die Entwicklung unserer Embryonen in der That keine aktuelle Bedeutung, wie ich es schon früher hervorgehoben habe und SCHULTZE neuerdings bestätigt. Denn sie zeigt sich erst nach der Bildung des Mesoderms und der Chorda und gleicht sich nach einiger Zeit wieder vollkommen aus. O. HERTWIG sah darin freilich die Stelle, wo das Darmblatt angeblich ebenso wie bei Triton sich zu den Mesodermsäcken ausstülpte (Nr. 10, S. 75. 86). Nach der bereits ausgeübten Kritik darf ich wohl darauf verzichten, die völlige Grundlosigkeit dieser Ansicht noch einmal aufzudecken.

In einer Hinsicht habe ich aber meine eignen früheren Angaben sowie die wesentlich gleichlautenden von SCHULTZE zu ergänzen. Jene Ungleichmäßigkeit des Darmblattes der anuren Amphibien ist allerdings von keiner Bedeutung für die Entwicklung ihres Mesoderms, der Chorda und des Darmblattes selbst; dagegen vindiziere ich ihr gegenwärtig den Wert eines Rudiments einer altererbten und bei den Vorfahren der anuren Amphibien allerdings bedeutsamen Bildung. Mit einem Wort — ich erblicke in der beschriebenen vorspringenden Darmblattlippe dieser Tiere den unter die Chordaanlage vorwachsenden Darmblattrand der Tritonen, Neunaugen und der niedern Chordaten (vgl. Fig. 31. 52. 55. Holzschn. I—III). Während aber bei diesen Tieren jener Rand bis zur Medianebene vorzurücken und auf diese Weise den dorsalen Schluß des

Darmblattes herzustellen hat, verlor er diese Bedeutung bei den anuren Amphibien dadurch, daß der Mittelstreifen ihres dorsalen Entoderms nicht bloß zur Chorda wird, sondern unter ihr und den Mesodermrändern noch einen mittleren Darmblattstreifen absetzt. Denn infolgedessen unterbleibt das weitere Vorrücken der seitlichen Darmblattlippen, da sie an der Stelle, wo sie vorragend an



Schematische Querschnitte des Entoderms von Amphioxus (I), Petromyzon und Triton (II), anuren Amphibien (III) in verschiedenen Entwicklungsstufen.

Weiß das dorsale, schraffiert das ventrale Entoderm von Amphioxus und ihre Homologa bei den genannten Wirbeltieren, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *mes* Mesodermplatten, *mes'* einheitliches Mesoderm und *d* accessorischer medianer Darmblattstreifen der anuren Amphibien.

die Ränder des neugebildeten mittleren Darmblattstreifens grenzen, sich alsbald dauernd mit ihnen verbinden.

Diese Befunde und ihre durch Vergleichung sich von selbst darbietende Deutung lehren also, daß die anuren Amphibien in der Entwicklung ihrer dorsalen Anlagen weder einen altererbten noch einen ganz neuen Bildungsgang, sondern einen stammesgeschichtlichen Fortschritt gegenüber den von den Urodelen und Neunaugen bekannten Erscheinungen darstellen, indem zu diesen die weitere

Gliederung des medianen Entodermstücks neu hinzukam. Und auch diese neue Erwerbung dürfte nicht ohne Vermittelung in den Kreis der allgemeinen und grundlegenden Entwicklungsgeschichte eingetreten sein.

Ich erwähnte schon die Beobachtung HATSCHERs, daß die Chordaanlage von *Amphioxus* wenigstens in der Nähe des Schwanzendes einige Zellen an das Darmblatt abgibt (S. 24). Ich bleibe dabei, daß diese Thatsache für *Amphioxus* von ganz untergeordneter Bedeutung ist, 1. weil sie nur für einen kleinen Abschnitt der ganzen Chordaanlage gesichert ist, 2. weil sie am übrigen Entwicklungsgang, der ursprünglichen dorsalen Lücke des Darmblattes, der Ausstülpung der Chorda und der Mesodermplatten innerhalb dieser Lücke u. s. w. nichts ändert.

Trotzdem kann in diesem für *Amphioxus* unscheinbaren Vorgang der Ausgangspunkt für sehr wichtige Veränderungen des ursprünglichen Entwicklungsgangs erblickt werden, wenn man sich denkt, daß die Chordaanlage immer zahlreichere Zellen und endlich eine ganze untere Schicht ans Darmblatt abgibt. Nun kann ich freilich für *Petromyzon* und die Urodelen ganz bestimmt behaupten, daß ihre seitlichen Darmblattränder im ganzen Rumpf unter die Chordaanlage vorwachsen und allenfalls — was ich weder zu behaupten noch zu bestreiten vermag — einzelne verlorene Zellen von ihr aufnehmen. Nur dicht vor dem Prostoma von *Triton* habe ich jene Darmblattränder nicht zur medianen Vereinigung gelangen sehen. Wenn man hinzunimmt, daß dort die Chordaanlage mehrschichtig und verdickt ist (Fig. 52), so gewinnt die Vermutung — welche ich aber zur Zeit nicht direkt belegen kann — an Wahrscheinlichkeit, daß sie und die innern Prostomalippen, welche ja als eine Fortsetzung der ersteren anzusehen sind, vor und seitlich vom Prostoma selbst einen Darmblattstreifen abspalten, welcher sich an die seitlich zurückbleibenden lateralen Darmblattränder anschliesst.

Unter dieser Voraussetzung ist es leicht verständlich, wie eine solche abweichende Umbildung des dorsalen Entoderms vom Prostoma aus sich allmählich über den ganzen Rumpf ausdehnte und so den Befund bei den anuren Amphibien herstellte.

Vergegenwärtigen wir uns nun die Ergebnisse unserer Vergleichung, welche uns schon vielfach gezeigt hat, daß vom gleichen Ursprung aus die Divergenz der definitiven Bildungen so groß werden kann, daß diese, obwohl durch Homologien und Geschichte miteinander verbunden, nach dem gegenwärtigen Thatbestande unvergleichbar verschieden sein können. Diese Verschiedenheiten der verglichenen Tiere gruppieren sich ganz deutlich in drei Stufen.

I. Bei *Amphioxus* und den Tunikaten zerfällt das ganze Entoderm in eine dorsale und eine ventrale Hälfte; jene liefert als zusammenhängende aber von Anfang an voneinander sich sondernde Teile die Chorda und die beiden Mesodermplatten; das ventrale Entoderm zieht sich dorsalwärts unter jenen zusammen und schließt sich zum Darmblattschlauch. Ob dabei Mesodermplatten und Chorda durch Ausstülpung (*Amphioxus*) oder ohne eine solche (Tunikaten) sich vom Darmblatt trennen, ist nebensächlich.

Die Chorda, die beiden Mesodermplatten und das Darmblatt sondern sich gleichzeitig aus nebeneinanderliegenden Abschnitten des Entoderms, die Ränder des

Darmblatts verwachsen unter den dorsalen Teilen und bilden so den definitiven Darmschlauch.

II. Bei *Petromyzon* und den Urodelen haben diejenigen Abschnitte des ursprünglichen Entoderms, welche seiner dorsalen und ventralen Hälfte bei den vorgenannten niedern Chordaten homolog sind, anfangs abweichende Lagebeziehungen. Statt mit ihren Rändern aneinander zu stoßen, sind sie mit diesen übereinander geschoben, indem die Randteile der nach der Homologie „ventral“ zu nennenden Entodermmasse unter den Seitenteilen des „dorsalen“ Entoderms liegen, beide ungesondert übereinander geschichtet. Folglich können sie sich nur durch Abspaltung voneinander trennen, und liegen die Seitenteile des „dorsalen“ Entoderms niemals frei über der Darmhöhle. Andererseits ist es bei den Urodelen nicht zu verkennen, daß die Chordaanlage und die Mesodermplatten nach der Ablösung des Darmblatts durch einige Zeit eine einheitliche Schicht bilden, an welcher die epitheliale Anordnung des mittleren Abschnitts keineswegs durchweg mit der Chordaanlage zusammenfällt (Fig. 50. 51). Die Zusammengehörigkeit dieser drei Teile zu einer indifferenten einheitlichen, dem Darmblatt entgegengesetzten Keimschicht ist daher für eine gewisse Zeit Thatsache, und die Vorstellung einer von der Chorda unabhängigen Entstehung beider Mesodermplatten beruht auf Täuschung. Damit steht in Zusammenhang, daß die Chorda ebenso wie bei den niedern Chordaten getrennt vom Darmblatt entsteht und daher sowenig eine „Ausstülpung“ des letztern wie etwa eines alsdann nicht mehr existierenden allgemeinen Entoderms ist.

Das Entoderm der Darmhöhlendecke zerfällt durch Spaltung in eine indifferente einheitliche Keimschicht („dorsales“ Entoderm = Mesoderm) und das median unterbrochene dorsale Darmblatt als Fortsetzung des ventralen Entoderms. Das Mesoderm teilt sich in Chorda und Mesodermplatten, die beiden Darmblattränder verwachsen wie bei *Amphioxus*.

III. Bei den anuren Amphibien endlich kommt die Ausfüllung der medianen Darmblattlücke durch einen neuen, unter der Chorda abgesonderten Teil zu stande. Es wird dadurch die vollkommene Homologie des fertigen Darmblatts dieser und der vorgenannten Tiere gestört und das dort beobachtete Zusammenwachsen des ursprünglichen Darmblatts (ventrales Entoderm) unter dem dorsalen Mesoderm hintangehalten. Die Folge davon ist, daß einerseits das die Chorda und die Mesodermplatten umfassende Mesoderm und andererseits das ganze zukünftige Darmblatt sich als einheitlich geschlossene Keimschichten darstellen. Die Chorda wird dadurch nicht nur vom ersten Anfang an von der Begrenzung des Darmraums und von der Möglichkeit ausgeschlossen, als eine Ausstülpung desselben zu erscheinen, sondern erscheint durchaus als Mesodermteil und nicht etwa als Darmblattteil (gegen CALBERLA); denn das ihr unterliegende Darmblatt ist eine sekundäre Abspaltung von der Chorda und nicht umgekehrt.

Das Entoderm der Darmhöhlendecke spaltet sich in zwei vollkommen zusammenhängende Schichten, das die Chorda und die Mesodermplatten enthaltende Mesoderm und das Darmblatt; der Mittelteil des letzteren ist eine neue Bildung, von der ursprünglichen Chordaanlage abgespalten und die ursprüngliche Darmblattlücke schließend.

Und alle diese wunderbar kombinierten Verschiedenheiten sind die Folgen des einfachen historischen Vorgangs, daß die ursprünglich weit offene Darmblattanlage (I) sich zuerst bis zur Chorda zusammenzog (II) und endlich durch ein neues Stück zum vollkommenen Schlauch geschlossen

wurde (III). Und stellen wir uns ganz allgemein vor, daß die Chordaten aus chordalosen, aber mit zwei Mesodermanlagen versehenen Geschöpfen hervorgingen, so sehen wir diese Anlage durch den Hinzutritt der Chorda allmählich in eine neue Keimschicht, das einheitliche Mesoderm, aufgenommen.

Ich habe nicht die Absicht, den Vergleich der Mesodermbildungen auf die übrigen Wirbeltiere auszudehnen. Es genügt mir, ihn für diejenigen niederen Vertebraten ausgeführt zu haben, welche einerseits den Anschluß an die niederen Chordaten und andererseits eine wirkliche stammesgeschichtliche Weiterbildung der ursprünglichen Vorgänge bis zu recht divergenten Erfolgen erkennen lassen. Dieses Ergebnis wird sich meines Erachtens auch für die weiteren Vergleiche verwertbar erweisen, insbesondere in der Richtung, daß man sich weniger bemüht, thatsächliche Verschiedenheiten in ein Schema einzuzwängen, als sie vielmehr als notwendige Erfolge fortschreitender Stammesentwicklung aufzufassen. Im übrigen glaube ich, daß die hier erläuterten Bildungen, insbesondere der anuren Amphibien, vielfach einen direkten Anschluß an andere Wirbeltiere gestatten: denn ist das Darmblatt einmal eine einheitliche Keimschicht geworden, dann kann seine Sonderung in immer früheren Stadien beginnen, so daß bei der Gastrulation nicht mehr ein einheitliches Entoderm, sondern erst dessen Darmblatt, dann das Mesoderm (bezw. Mesodermplatten und Chorda) unter das Ektoderm einwandern.

Der Schwanz.

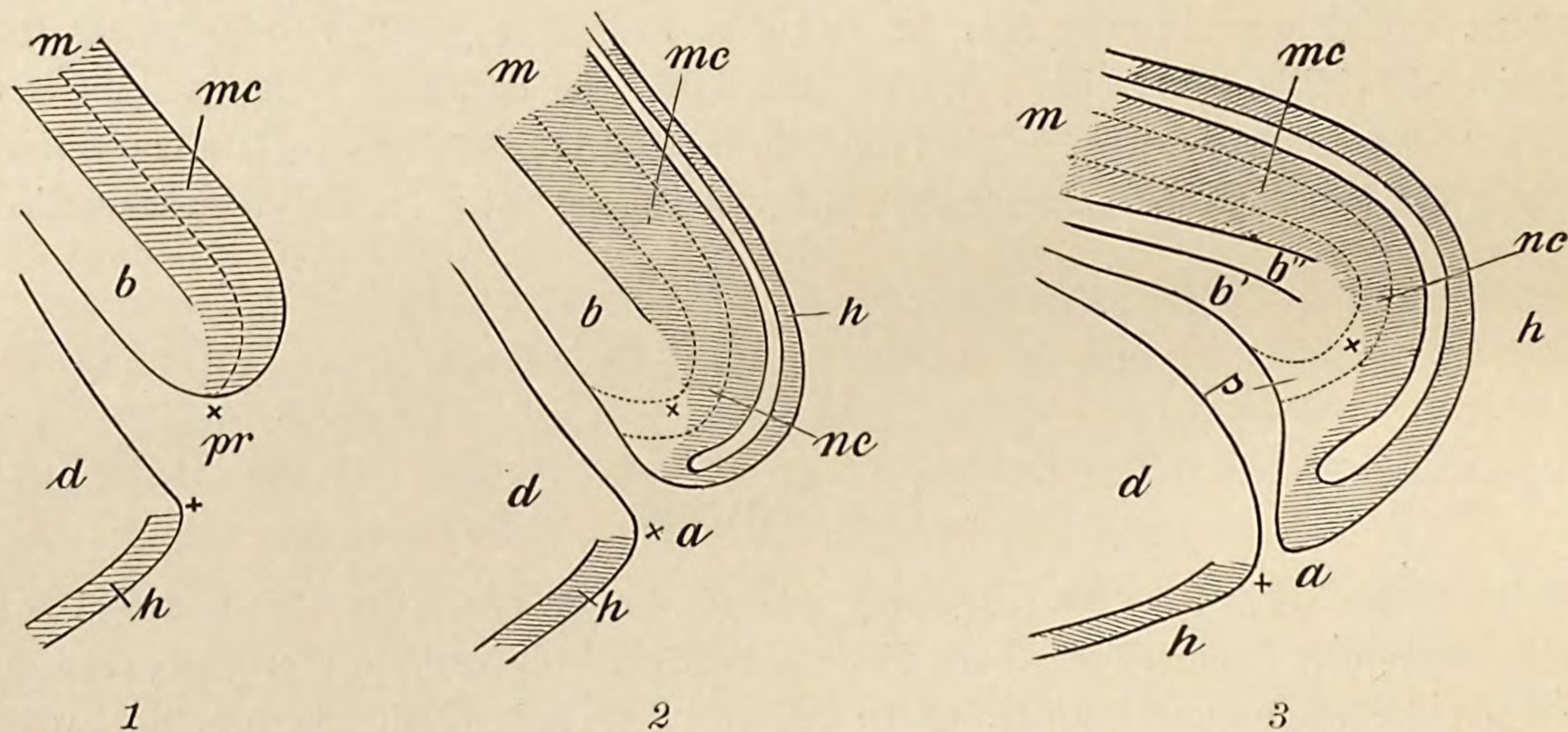
Es wurde schon Seite 14 angegeben, daß die dorsale oder Oberlippe des Prostoma frühzeitig dach- oder kapuzenförmig nach hinten vorwächst. Die ventrale oder Unterlippe bildet dagegen nur eine quere wulstige Kante, welche sich zuletzt den Seitenrändern der Oberlippe vollkommen anschließt.

In der 3.—4. Periode, während der Embryo die beschriebene Zitronenform annimmt, ragt die Oberlippe am stärksten vor, so daß etwas schräge Querschnitte leicht entweder nur die erstere und nicht mehr die Bauchseite, oder doch den Ausschnitt zwischen beiden Lippen treffen (Fig. 38—41). An solchen Schnitten sieht man in der Oberlippe die Fortsetzung aller dorsalen Anlagen des Rumpfes: außen und seitlich die Oberhaut, in der Mitte die Medullarleiste mit ihrer oberflächlichen Rinne, darunter die ebenfalls eingebuchtete Entodermplamelle, welche am freien unteren Seitenrande der Oberlippe in die Oberhaut übergeht und die Anlage der Chorda und des Darmblatts enthält, endlich zwischen der Medullarleiste und der Oberhaut die Mesodermplatten. Diese sind in der Oberlippe des Prostoma cylindrisch oder seitlich abgeplattet, also höher als breit, unten mit den Seitenteilen der Entodermplamelle mehr oder weniger verwachsen und laufen nach hinten verjüngt aus.

Am äußersten Ende der Lippe schlägt sich die Medullarleiste nach unten in die rinnenförmige Entodermplamelle um, so daß die Rückenrinne in die Entodermrinne übergeht — neuererischer Umschlag (Fig. 39. 71). Die Mesodermplatten hören unmittelbar neben dem

Umschlag mit einem aus wenigen Zellen bestehenden Rande auf, indem zugleich der von der Oberhaut abgeschlossene Raum, in welchem sie rückwärts verlaufen, sich verengt und im Lippensaum vollends aufhört.

An etwas älteren Embryonen dieser Periode zeigt sich das beschriebene Schwanzende des Rückens, im Anschluß an die ähnliche Umbildung der davorliegenden Rückenteile, seitlich zusammengedrückt, wodurch seine freien unteren Ränder oder aber die seitlichen Prostomaränder einander genähert sind (Fig. 40. 41). Dabei ist die Entoderm-lamelle merklich verändert: das Mittelstück, welches vorher nicht höher war als die Seitenteile, ist nunmehr knopfförmig verdickt und ragt nach oben vor, während die Seitenteile abwärts gerichtet sind. Die Medullarleiste ist höher und schmaler geworden und von der Oberhaut schärfer getrennt; diese fängt bereits an, sich von beiden Seiten über die Leiste zu schieben, was wiederum die oberflächliche Rinne vertieft. Mit der vollständigen Ablösung der Oberhaut vom Medullarstrang verliert sich aber auch die Rinne (vgl. Fig. 56), welche also nicht als der Rest einer Medullarfurche anzusehen, sondern bloß der Rinne über der Schlußnaht von Medullarwülsten homolog ist.



Schematische Mediandurchschnitte durch das embryonale Schwanzende von Petromyzon in 3 Stadien:

1. mit neurenterischem „Umschlag“, 2. mit neurenterischem „Strang“, 3. mit beginnender Schwanzbildung.

Weiß das Entoderm, schraffiert das Ektoderm, punktiert die schematisch eingetragenen Grenzen eines Medullarkanals und seiner Fortsetzung; *a* After, *b* dorsales Entoderm, *b'* Darmblatt, *b''* Chorda, *d* ventrales Entoderm, *h* Oberhaut, *m* Medullaranlage, *mc* Medullarkanal, *nc* neurenterischer Kanal, *s* Kanal des Schwanzdarms, ++ obere und untere Grenze des ursprünglichen Prostoma *pr* (abzüglich des Afters Homologon des Primitifstreifs).

Während dieses Abschlusses der Medullaranlage und der Ablösung der Oberhaut bis in das Prostoma nähert sich dessen Oberlippe der Unterlippe. Diese Annäherung erfolgt, wie ein Vergleich der Figuren 71 und 72 lehrt, dadurch, daß 1. die ursprüngliche Oberlippe oder der neurenterische Umschlag sich im unteren, entodermalen Teil verdickt hat (Entodermknopf); daß 2. die dicke Oberhaut sich bis in das Prostoma und bis zu ihrem Übergang in das Hinterende jenes Knopfes über jene Oberlippe hinuntergezogen hat. Eine natürliche Folge dieser Veränderungen ist die, daß der seitliche Ausschnitt zwischen den beiden, nunmehr einander genäherten Lippen schwindet und daher die vorher an der noch überragenden Oberlippe offene Entodermfurchung jetzt zur Decke des seitlich und unten geschlossenen Endabschnittes des Darms wird.

Die Bedeutung dieser Vorgänge scheint mir folgende zu sein. Wenn die Verwandlung der anfangs breiten und dünnen Medullarplatte von *Petromyzon* in den schmalen aber hohen Medullarstrang mit der Einrollung der Medullarplatte anderer Wirbeltiere zu einem Medullarrohr verglichen werden muß, so darf angenommen werden, daß der jenen Medullarstrang von *Petromyzon* unmittelbar fortsetzende neurenterische Umschlag, indem er sich ebenfalls zu einem Strang zusammenzieht (neurenterischer Strang), auch einem röhrigen Organ vergleichbar ist. Und dies um so mehr, als eine Grenze, wo das künftige Medullarrohr im neurenterischen Strang aufhört, gar nicht bestimmt werden kann.

Denkt man sich aber nun die Strangbildung des neurenterischen Umschlags als eine Röhrenbildung in der angedeuteten Weise, so ist es klar, daß dadurch das ursprüngliche Prostoma nicht einfach nach unten verschoben, sondern ein Teil desselben in den Strang hineingezogen wird. Dieser stellt also einen medianen Verschluss des hintersten Endes der Medullaranlage und des obersten Abschnittes vom Prostoma dar (Holzschn. S. 36).

Genau dieselbe Bedeutung eines medianen Prostomaverschlusses hat aber auch die Zusammenziehung und Ablösung der Oberhaut über dem neurenterischen Strang. Kurz, die beschriebene Verengung des Prostoma ist aufzufassen als der Erfolg der Bildung einer von dem Schwanzende des Rückens abwärts fortschreitenden medianen Prostomanaht.

Dabei bleiben die Beziehungen der einzelnen Anlagen zueinander die früheren; d. h. es finden keinerlei neue Verbindungen statt. Der neurenterische Umschlag und Strang bedeutet die Fortdauer eines ursprünglichen Zusammenhangs, nur die Mesodermplatten bleiben von jenem medianen Teil getrennt und lösen vielmehr allmählich ihre ebenfalls ursprüngliche Verbindung mit dem seitlichen Entoderm. Von einem Zusammenfluß aller dorsalen Anlagen am embryonalen Schwanzende von *Petromyzon* habe ich nichts gesehen.¹

Auf den folgenden Stufen sondert sich die Chorda bis in das beschriebene Schwanzende hinein (Fig. 73). Dabei nimmt sie den dorsalen Teil der vorhin beschriebenen, nunmehr ebenfalls strangförmig gestreckten Entodermverdickung in Anspruch, so daß darunter immer noch ein dorsal vorspringender medianer Strang des Darmblatts als Fortsetzung des neurenterischen Stranges zurückbleibt (vgl. Fig. 76 von einem etwas älteren Stadium). Abwärts setzt sich dieser Darmblattstrang etwas verdünnt fort, um an der Prostomaöffnung in die Oberhaut überzugehen. Diese unter dem eigentlichen neurenterischen Strang neugebildete Oberlippe ist zudem bis dicht an die Unterlippe herangewachsen, so daß der letzte offene Prostomarest auf ein verschwindend kleines, aber stets nachweisbares Loch reduziert ist. Dieses Loch ist der künftige After.

Zugleich beginnt eine Streckung des Schwanzendes im Zusammenhange mit einer solchen des ganzen Embryo. Bis zum Schluß der Gastrulation erleidet der Embryo infolge der Rückbildung der Keimhöhle eine merkliche Volumabnahme (Fig. 1—5). Dann beginnt eine allmähliche aber fortdauernde Zunahme des Volumens durch die Ausbildung neuer Höhlen, sowie die Auflockerung vieler Gewebe (Fig. 6—12). An Mediandurchschnitten scheint allerdings auch die Masse zuzunehmen; die Querschnitte aus verschiedenen Perioden bei gleicher Vergrößerung machen es aber ersichtlich, daß

¹ In den folgenden Perioden habe ich allerdings bemerkt, daß die hintern Mesodermplatten mit ihrem oberen Rande sich an die Oberseite des Medullarrohrs anheften. Daß aber diese Verbindung mit einem Aufgehen der Teile in eine indifferente Masse nichts zu thun hat, geht daraus hervor, daß dieselben unter jener beschränkten Verbindung vollkommen getrennt, ihre Grenzen auch im Bereich der letzteren kenntlich bleiben, und daß endlich diese Erscheinung nicht auf das Schwanzende beschränkt ist, sondern auch vor demselben vorkommt.

bei jener Gestaltveränderung nur eine Verschiebung der Masse aus der Breite und Höhe in die Länge mitwirkt (vgl. Fig. 56—67 und Taf. VIII). Und zwar beginnt diese Umlagerung der Massen aller Organe am Kopf und schreitet dann rückwärts fort, so daß die Krümmung des Schwanzendes ganz zuletzt ausgeglichen wird, aber in etwas anderer Weise als diejenige des Rumpfes.

Wenn die anfangs konvexe, dann konkave Bauchseite des Embryo sich eben horizontal gestreckt hat, ist das Schwanzende des Rückens noch immer hakenförmig um das Hinterende des Urdarms gekrümmt, der After also an der Bauchseite gelegen (Fig. 7—11). Dann erhebt sich jenes Schwanzende mit dem neurenterischen Strange und streckt sich ziemlich rasch horizontal, wodurch es rückwärts merklich vorragt und so den Schwanz bildet. Der After behält aber seine frühere ventrale Lage, was natürlich nur dadurch möglich ist, daß die vorhin erwähnte, unter dem neurenterischen Strange neugebildete Oberlippe des Afters, welche aus einer Fortsetzung des Prostomatschlusses hervorging, sich entsprechend ausdehnt und zwischen der nunmehr hervortretenden Schwanzspitze und dem After schräg ausspannt (Fig. 74. 75). Von ihren beiden Schichten behält die Oberhaut dauernd diese Lage als ventrale Bedeckung des Schwanzes. Das ihr innen anfangs anliegende Darmblattstück vollführt aber dieselbe Bewegung nur bis zur Bildung einer kleinen Darmbucht über dem After (Fig. 74); dann bleibt es in dieser Lage zurück, indem die es nach vorn fortsetzende dorsale Auskleidung des Darms sich von dem darüber befindlichen, schon mehrfach erwähnten subchordalen Darmblattstrang ablöst, welcher in Verbindung mit den übrigen medianen Anlagen des Schwanzes sich höher hebt (Fig. 75).

Diesen Darmblattstrang, welcher als ventrale subchordale Fortsetzung des eigentlichen neurenterischen Stranges den ganzen Schwanz durchzieht, und über dem hinteren Darmabschnitt verschmälert in das Darmepithel übergeht (Fig. 76—79), nenne ich den Schwanzdarm, weil er das unzweifelhafte Homologon der von mir ebenso genannten hohlen Fortsetzung des Larvendarms der Amphibien (Unke) ist (Fig. 85). Den zum After absteigenden Darmschenkel nenne ich den Afterdarm.

Die Mesodermplatten, welche nach der Entstehung der verlängerten Prostomanalt und der Anlage des Afterdarms in dem noch gekrümmten Schwanzende nicht mehr bis zum After hinabreichen (Fig. 79), folgen den medianen Anlagen des Schwanzes und wachsen erst nachträglich in den Zwischenraum zwischen Schwanzdarm und Haut hinein (Fig. 75. 81). Die Chorda, welche in die Bucht des neurenterischen Stranges ausläuft und dort mit demselben ungesondert zusammenhängt, behält diese Beziehung, bis jener Strang und der Schwanzdarm in den späteren Larvenstadien atrophieren und verschwinden. Dies geschieht am Schwanzdarm in der Weise, daß er zuerst zwischen die kaudalen Gefäße gerät und mit deren Wand verschmelzend die eigene Abgrenzung nach außen verliert (Fig. 82). Ob aber seine Zellen wirklich aufgelöst werden, oder in das umliegende Gewebe aufgenommen werden, weiß ich nicht.

Wenn allem Anschein nach schon die vom Rücken aus gerade nach hinten vorragende kurze Schwanzanlage nicht sowohl als ein eigentlicher Auswuchs des Rumpfes im Sinne einer Neubildung, sondern nur als eine Umbildung des ursprünglichen kaudalen Rückenrandes aufzufassen ist, so läßt sich die weitere Verlängerung des Schwanzes ganz bestimmt als Streckung der einmal gegebenen Anlage nachweisen, denn sobald die Mesomerenbildung bis zum Afterdarm fortgeschritten ist, bleibt die Zahl der Rumpfmesomeren unvermindert dieselbe, rückt also keins derselben in den Schwanz vor, während die Mesomeren des letzteren stetig an Zahl zunehmen.

Ich fasse jetzt meine Erfahrungen über die Schwanzbildung bei *Petromyzon* kurz zusammen:

1. Der Schwanz dieses Tiers entsteht aus dem ursprünglichen Schwanzende der Rückenwand und den anstoßenden seitlichen Prostomarändern.
2. Der nahtähnliche Abschluß der Medullaranlage setzt sich um die Oberlippe des Prostoma bis in dieses hinein fort — Prostomanaht, woraus der neurenterische Strang und der Schwanzdarm nebst der sie überdeckenden Oberhaut entstehen; die Fortsetzung der Prostomanaht nach unten vervollständigt die künftige ventrale Wand des Schwanzes und die Hinterwand des Afterdarms (vgl. Holzschn. S. 36).
3. Der letzte Rest des Prostoma an seinem ventralen Ende wird zum After.
4. Die Prostomanaht reicht also von der Schwanzspitze bis zum After.

Über die gesamte Entwicklung des Schwanzendes der *Petromyzon*embryonen sind bisher recht widersprechende Angaben gemacht worden.

Nach SCOTT „schließt sich das Medullarrohr über und um den Blastoporus, und so entsteht, wie CALBERLA schon gesehen hat, der so allgemein verbreitete Canalis neuro-entericus.“ Ob er anfangs solid ist (CALBERLA), sei ungewiß, später sei er es jedenfalls. Nachdem das Prostoma auf diese Weise verschwunden, entsendet der Darm „eine Ausbuchtung gegen die Oberhaut“, welche ziemlich spät auf einer Papille nach außen durchbricht (No. 18 S. 146, 150). Obgleich SCOTT dies alles für „zweifello“ erklärt, ist es durchweg unrichtig. Und da er, statt seine Befunde zu beschreiben und zu illustrieren — er zeichnet nur einen Mediandurchschnitt durch einen bereits horizontal gewachsenen Schwanz —, für den Schluß des Prostoma innerhalb der Medullarwülste auf M. SCHULTZES Abbildungen, für den daraus entstehenden Can. neurentericus auf CALBERLA und für die Neubildung des After auf andere Wirbeltiere verweist, so dürfte seine Darstellung überhaupt weniger auf eigenen Beobachtungen als auf bloßer Annahme beruhen.

Die schon von M. SCHULTZE herührende und zuletzt von SCHIPLEY, mir und KUPFFER bestätigte Angabe, daß das Prostoma sich in den After verwandle, bedarf übrigens einer Einschränkung, indem es, wie ich oben zeigte, von oben her durch die Bildung sowohl des neurenterischen Stranges wie insbesondere der sich anschließenden „Prostomanaht“ geschlossen wird, und nur sein verschwindend kleiner Rest an der ursprünglichen Unterlippe zum After wird. Die Bedeutung dieser Korrektur wird sich sofort ergeben.

Nach KUPFFER erscheint nämlich gleichzeitig mit der oberflächlichen Medullarrinne „innerhalb der dorsalen Lippe des Blastoporus, zwischen Exoderm und Entoderm“ eine kleine Zellengruppe, in welche die Medullaranlage, Chorda und Mesodermplatten ohne Abgrenzung übergehen und auf deren Kosten „wachsen“. Dieser „Teloblast“ bleibe am dorsalen Rande des Blastoporus, so daß dieser vom Zentralnervensystem nicht umwachsen und kein neurenterischer Kanal oder Strang gebildet werde, jener vielmehr sich als After erhalte (No. 13 S. 72, 73).

Nach meinen ausführlich vorgetragenen Beobachtungen gibt es aber einen solchen Teloblast zu keiner Zeit. Nach allem könnte nur der neurenterische Strang mit seinen Fortsetzungen (Schwanzdarm, Hinterwand des Afterdarms) eine solche Bildung vortäuschen. Da jener Strang aber mit dem ursprünglichen Umschlag des Ektoderms in das Entoderm, und seine Fortsetzungen mit den angrenzenden seitlichen Prostomarändern identisch sind, so können sie nicht nach innen von jenem Umschlag

entstanden sein. Sie sind ferner mit den Mesodermplatten nicht verschmolzen und am wenigsten später an der Spitze des fertigen Schwanzes, wo KUPFFER seinen Teloblast hingeraten läßt, zu suchen, da sie vielmehr in die ganze Bauchseite des Schwanzes übergeben. Auch finde ich an der Schwanzspitze alle inneren Teile später genau in denselben Beziehungen wie früher, nur außerordentlich verkleinert (vgl. Fig. 41. 81).

Nun ließe sich allerdings die Auffassung KUPFFERS, daß die dorsalen Anlagen auf Kosten des Teloblasts wüchsen, auf das Schwanzende, wie es auch gebildet sei, übertragen und behaupten, daß jene Anlagen eben von ihren kaudalen Enden her wüchsen. Aber auch dies kann ich nicht unbedingt zugeben. Gewiß dehnen sich jene Enden allmählich unter entsprechender Verdünnung in die Länge aus, aber mindestens der Hauptteil dieser Verlängerung kommt dem Schwanz selbst zu gut, und der dürftige Rest käme, selbst wenn sein Hineinrücken in den Rumpf beobachtet werden könnte, dann nicht weiter in Betracht.

Ich möchte daher annehmen, daß die Lehre vom Teloblast der Neunaugen zu sehr unter dem Einfluß der Entwicklungsgeschichte der Amnioten mit ihrem Primitivstreif u. s. w. entstand, während nach meinen Erfahrungen die einzigen Wirbeltiere, welche die bezeichneten Entwicklungsvorgänge der Neunaugen vollkommen aufklären, die Amphibien sind, weshalb ich jetzt zu deren Schwanzbildung übergehe.

Bombinator igneus.

Ich beginne mit *Bombinator igneus* nicht nur deshalb, weil an diesem Tier überhaupt die erste Beobachtung eines kaudalen Zusammenhangs von Rückenmark und Darm gemacht wurde, sondern weil ich auch jetzt, nachdem ich *Rana*, *Bufo*, *Bombinator*, *Pelabates*, *Triton* und *Siredon* untersucht habe, die klarsten Bilder noch immer von *Bombinator* erhalte. Für die Beschreibung seiner Schwanzbildung habe ich einige alte Figuren aus meiner früheren Arbeit wiederholt und durch neue ergänzt.

Ich gehe von Embryonen aus, deren Medullarfurche noch offen, das Prostoma aber schon in einen senkrechten Spalt zusammengezogen ist. An Frontaldurchschnitten durch das Schwanzende sieht man, daß die Medullarplatte gegen die Oberlippe des Prostoma hin sich bedeutend verschmälert und ihre Furche sich in einen engen und tiefen Spalt mit einem trichterförmigen Durchschnitt verwandelt hat.¹ Am Lippensaum schlägt sich diese mediane Bildung in das Entoderm um, dessen beide mediane Teile, Chorda und Darmblatt dort miteinander zusammenfließen (Fig. 86). Dabei läuft der Medullarspalt, solange das obere Ende des Prostoma noch ebenso offen steht, unmittelbar in dieses und weiter in eine ebenfalls rinnenförmige Einbuchtung des anstoßenden Darmblattes aus. Ebenso ist der Übergang der verdünnten Medullarplatte selbst in den epithelialen Überzug des Prostomarandes und dieses in das eigentliche Darmepithel ein unterbrochener. Die Abgrenzung dieser zusammenhängenden Zellenschicht gegen das seitlich anstoßende Mesoderm ist freilich nicht an allen Stellen gleich scharf; ich habe sie aber nirgends wirklich vermisst.²

Die Frontaldurchschnitte, welche auf den zuerst beschriebenen folgen, treffen die bereits aneinandergefügten Seitenränder des Prostoma, unmittelbare Fortsetzungen der beiden Seitenhälften des

¹ Dieser Medullarspalt ist natürlich nicht zu verwechseln mit der ursprünglichen Medullarrinne, dem medianen Einschnitt am Boden der Medullarfurche.

² O. HERTWIG gibt eine scharfe Sonderung beider Schichten in der Aftergegend an, welche, wie sich zeigen wird, innerhalb des Prostoma zu suchen ist (Nr. 10 S. 89. 90).

Rückens, welche aber median getrennt erscheinen. Diese dicken Prostomaränder haben eine äußere und eine innere Kante — Aufsen- und Innenlippe. Wo der offene Medullarspalt am obersten Ende des Prostoma sich zwischen seine Ränder einsenkt, geht er nicht mehr einfach bis in den Darm hindurch wie früher, sondern die beiden Aufsenlippen und die beiden Innenlippen legen sich dicht aneinander und bilden je eine Naht; und nur ungefähr in der Mitte zwischen beiden Nähten bleibt eine runde Lichtung frei, als Fortsetzung der unteren Hälfte des Medullarspalts oder des späteren Medullarkanals. Die noch rinnenförmige Aufsennaht des Prostoma entspricht daher der späteren Schlufснаht des Medullarrohrs, die ähnliche Innennaht der anstossenden Darmblattrinne und der Chorda.

Gleich darunter öffnet sich die Innennaht wieder, so daß der weiter abwärts bedeutend erweiterte Prostomakanal zwischen beiden Innenlippen hindurch breit in das hintere Ende des Darms mündet. Auch die äußere Naht eröffnet sich weiter unten, aber nur so wenig, daß sie bei äußerer Besichtigung geschlossen erscheint.

An etwas älteren Embryonen sind die eben beschriebenen inneren Bildungen der Prostomagegend nur darin verändert, daß die Aufsennaht auf- und abwärts fortgesetzt ist (Fig. 83. 84). Dort oben schließt sie das gekrümmte Hinterende der Medullarfurche zum Medullarrohr, unten verkürzt sie den offenen Spalt des Prostoma immer mehr, bis er in der Folgezeit zu einem kaum vernehmbaren Loche wird. Durch diese Verlängerung der Naht wird auch der Prostomakanal an seinen beiden Enden verlängert, in der unteren trichterförmig erweiterten Hälfte und im oberen kanalartigen Zipfel, welcher um die ursprüngliche Oberlippe des Prostoma herum in den Zentralkanal des Rückenmarks übergeht. Daß darin das enthalten ist, was man bei den Amnioten einen neurenterischen Kanal genannt hat, ist unzweifelhaft, aber nach den Folgeerscheinungen ebenso sicher, daß der Prostomakanal auch das umfaßt, was ich zuerst als „Schwanzdarm“ beschrieben habe (Nr. 4). Denn nur der oberste Zipfel des Prostomakanals mit seiner um das Chordaende gekrümmten Fortsetzung entspricht einem *Canalis neurentericus*; seine größere und weitere untere Hälfte ist dagegen der künftige Schwanzdarm, welcher nach vorn gegen den eigentlichen Darm deutlich abgegrenzt ist, anfangs durch die vorspringenden Innenlippen des Prostoma (Fig. 83. 84. 88. 89), und sobald diese verstreichen, durch eine bedeutende Verengerung. Eine bestimmte Grenze zwischen dem neurenterischen Kanal und dem Schwanzdarm läßt sich aber in keiner Weise angeben.

An noch älteren Embryonen werden die beschriebenen Zustände des Schwanzendes nach zwei Richtungen verändert. Das Hinterende des Urdarms, welches vorher in ansehnlicher Weite gerade nach hinten gegen das Prostoma verlief, erhält eine ganz andere Lichtung. Indem die ventrale dicke Entodermmasse aufwärts gedrängt wird und gleichzeitig die Unterlippe des Prostoma hinabsinkt, wird die Darmlichtung sehr verengt und dorsalwärts verschoben, um erst dicht vor dem Schwanzdarm bis zu jener Unterlippe jäh abzufallen. Es entsteht auf diese Weise ein besonderer, vom übrigen horizontalen Darmkanal beinahe rechtwinkelig abgebogener Endabschnitt des Darmes — der Afterdarm, welcher unten mit dem Schwanzdarm zusammenfließt. Mit dem Hinabrücken der Unterlippe verlängert sich aber auch der Schwanzdarm und die ihn nach hinten begrenzende Prostomanaht, während seine Breite merklich abnimmt.

Hand in Hand mit dieser Veränderung in der ventralen Körperhälfte geht ferner ein Auswachsen des dorsalen Schwanzendes nach hinten und oben, welches nunmehr auch den oberen Teil des ganzen

Prostomakanals in derselben Richtung auszieht. Und zwar zeigt es sich jetzt erst recht deutlich, daß wirklich beinahe der ganze ursprüngliche Prostomakanal sich in den lang trichterförmigen, subchordalen Schwanzdarm verwandelt, während die um die Chordaspitze gekrümmte Verbindung zwischen ihm und dem horizontalen Zentralkanal des Rückenmarks, was doch in erster Reihe als neurenterischer Keil zu bezeichnen ist, größtenteils an der Außenseite der Oberlippe des Prostoma und viel weniger innerhalb des letzteren selbst entstanden ist.

An dem auf diese Weise hervorgewachsenen Schwanzstummel ist inzwischen die Mediannaht verstrichen und die Oberhaut darüber abgelöst. An Querdurchschnitten einer solchen Schwanzanlage findet man das Epithel des Schwanzdarms jetzt wie vorher von den noch recht dicken Mesodermplatten und diese voneinander getrennt, indem ihre unteren Ränder noch immer von den tiefsten Teilen des Schwanzdarms auseinander gehalten werden (vgl. Nr. 4 Fig. 117. 118). Erst auf einer späteren Entwicklungsstufe (vgl. ebend. Fig. 38) dringen abgelöste Mesodermzellen bis unter den Schwanzdarm.

Von dem untersten Ende des Prostoma, welches ich oben als eine ganz kleine Öffnung beschrieb, habe ich früher angegeben (Nr. 4 S. 174), daß es sich zuletzt völlig schliesse, so daß der After eine Neubildung wäre. Bei erneuter Untersuchung finde ich nun, daß jene Öffnung sich allerdings schließt, aber nicht verwächst, d. h. nur bis zum vollkommenen Schwunde einer Lichtung zusammenzieht, um später sich wieder zu öffnen und den After zu bilden. Dieser entsteht also direkt aus dem Prostoma, doch nur aus einem verschwindend kleinen Teile desselben.

Endlich wäre hier noch zu erwähnen, daß in dem Maße, als der sich verlängernde Schwanzdarm auch an seiner Mündung in den Afterdarm sich zusammenzieht (vgl. Nr. 4 Fig. 38), der letztere in dem untersten Abschnitte der Prostomanaht eine eigene Hinterwand erhält. Und zwar ist es das Darmblatt dieser Wand, welches sich aufrichtet und winkelig vom horizontalen Schwanzdarm absetzt, während die Oberhaut sich immer weiter vom Afterdarm abhebt und zu einer medianen Flosse zusammengefaltet vom After gerade zur Schwanzspitze zieht.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser an *Bombinator igneus* ausgeführten Untersuchung sind folgende

1. Kurz vor dem Schluß des Rückenmarkrohrs läuft das spaltförmig enge Hinterende der Medullarfurche über die Oberlippe des Prostoma in dieses hinein — offener, rinnenförmiger *Canalis neurentericus*.

2. Dann schließt sich das Prostoma durch eine mediane Naht seiner Außenlippen — äußere Prostomanaht — von der neurenterischen Rinne bis zum unteren Ende, wo eine kleine, vorübergehend fest zusammengezogene Öffnung übrig bleibt — der künftige After. — Die Innenlippen schließen sich nur ganz oben und klaffen abwärts; zwischen ihnen und der Außennaht befindet sich der oben kanalartig enge, unten weite und mit dem Afterdarm breit kommunizierende Schwanzdarm.

3. Durch eine Fortsetzung der Prostomanaht über die auf der Oberlippe verlaufende Medullarfurche wird der *Canalis neurentericus* vollends hergestellt; daran schließt sich die Vollendung des angrenzenden Medullarrohrs.

4. Mit dem hervorwachsenden dorsalen Schwanzende wird der Schwanzdarm längs der Chorda immer länger und dünner ausgezogen, das Darmblatt der unteren Nahthälfte in die Hinterwand des Afterdarms verwandelt. Die Prostomanaht erstreckt sich also vom After bis zur Schwanzspitze.

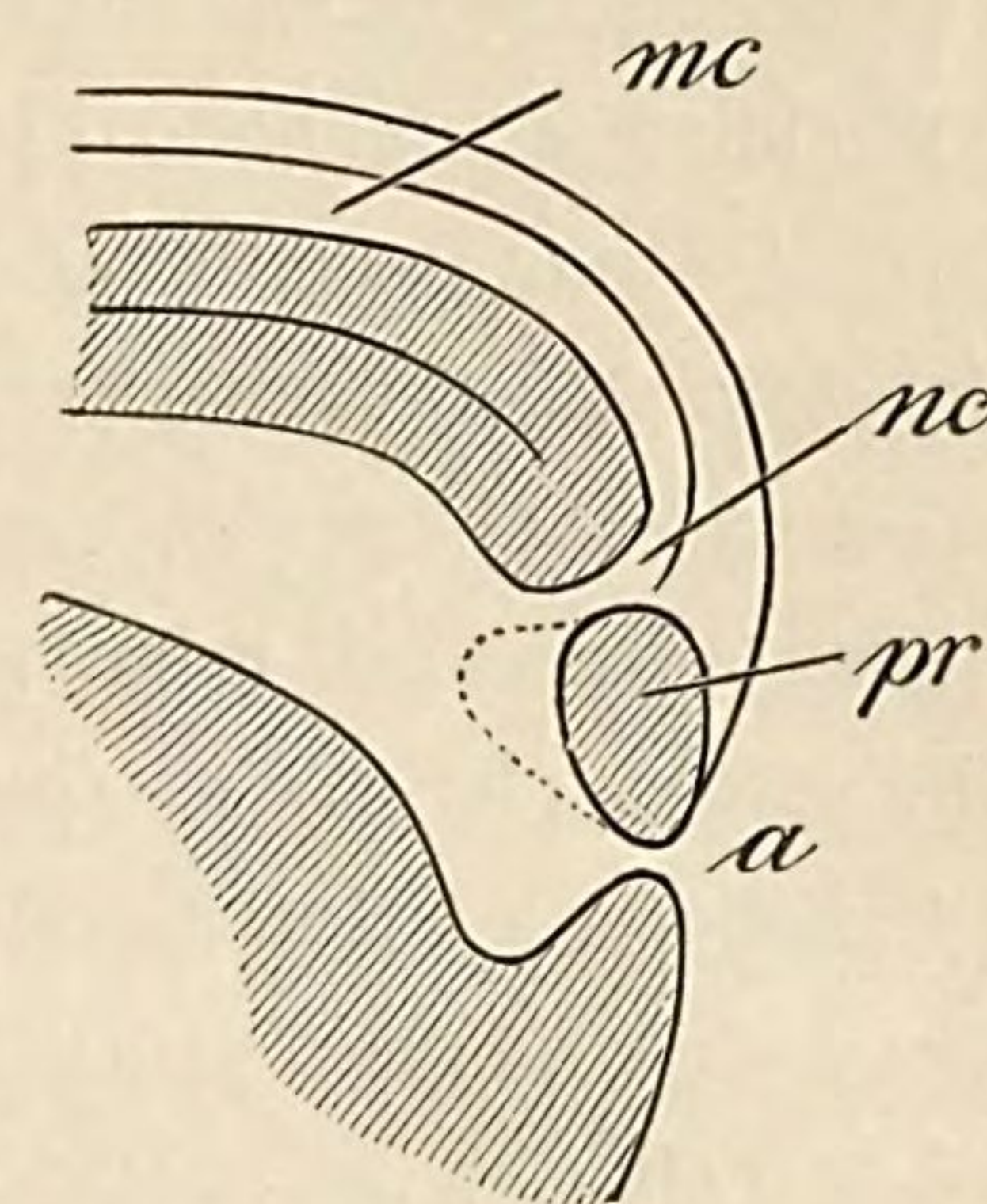
***Rana temporaria*, *Bufo cinereus*, *Pelobates fuscus*.**

Die Schwanzbildung von *Rana* und *Bufo* habe ich an Präparaten verfolgt, welche mir Herr D. SCHWARZ hier, der eben mit einer Arbeit über die Entwicklung des Schwanzendes verschiedener Wirbeltiere beschäftigt ist, zur Durchsicht überliefs. Obgleich jene Tiere sich in der Schwanzbildung nicht wesentlich von *Bombinator* unterscheiden, habe ich bei ihnen doch die von letzteren erhaltenen klaren Bilder vermisst. Der neurenterische Kanal ist lange nicht so weit und regelmässig wie bei der Unke und insbesondere die Schwanzdarmanlage in querer Richtung oft merklich verengt. Dies hat den Nachteil, daß die einander sehr genäherten Innenlippen des Prostoma bei Anfertigung von Mediandurchschnitten leicht angeschnitten werden und die Ausdehnung des Schwanzdarms verdecken. Auch erscheint der letztere auf Mediandurchschnitten durch einen Vorsprung seiner Hinterwand eingebuchtet, welcher durch ein tieferes Eindringen der Prostomanaht in ihrer oberen Hälfte entsteht und noch an dem schräge nach hinten ausgezogenen Schwanzdarm zu erkennen ist.

Die Afteröffnung des Prostoma ist in gleich alten Embryonen bald weit offen, bald in der Tiefe eines grubchenförmigen Eingangs ebenso zusammengezogen wie ich es von *Bombinator* schilderte. Die Fortdauer dieser Öffnung bis zu solchen Stadien, in welchen der Schwanz $\frac{1}{4}$ der ganzen Körperlänge erreicht, gibt mir die Gewissheit, daß sie thatsächlich einen After darstellt.

In allen übrigen Stücken stimmen *Rana* und *Bufo*, soweit ich sehe, mit *Bombinator* wesentlich überein, wie es der nebenstehende Holzschnitt beweist, welcher dieselben Stadien vom Frosch darstellt, die ich als Nr. 2 und 3 von der Unke beschrieb (S. 42).

Dagegen fand ich eine eigentümliche Abweichung bei *Pelobates fuscus*. Im allgemeinen gleicht die Schwanzbildung dieses Tieres derjenigen des Frosches, weshalb sie einer vollständigen Beschreibung nicht bedarf. Nur die Innenlippen des Prostoma zeichnen sich bei *Pelobates* dadurch aus, daß sie gerade in ihrer unteren Hälfte bis zum Boden des Afterdarms verschmelzen. Durch diese quere Scheidewand wird allerdings die unmittelbare Kommunikation des künftigen Afters mit dem Afterdarm unterbrochen; da jedoch der Schwanzdarm hinter der Scheidewand vollkommen entwickelt bleibt, vermittelt er jederzeit die Verbindung des Afters mit dem Darm und anderseits mit dem neurenterischen Kanal. Übrigens ist diese Bildung, welche natürlich nur auf Frontaldurchschnitten einwurfsfrei zu erweisen ist, nur von ganz kurzer Dauer; schon bevor ein Schwanzstummel hervorgewachsen ist, sieht man nur Reste der Scheidewand.



Halbschematischer Mediandurchschnitt
des embryonalen Schwanzendes von
Rana temp.

Schraffiert das Stadium der offenen Medullarfurche mit der ersten Prostomanaht, in bloßen Linien ist der Schluß der Medullarfurche bis zu jener Naht, punktiert der sagittale Umriss der Innenlippen angegeben; *mc* Medullarkanal, *nc* neurenterischer Kanal, *pr* Prostomanaht, *a* After.

Nach dieser Beschreibung der Schwanzbildung bei verschiedenen anuren Amphibien will ich noch kurz über die früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand berichten.

Die ersten Angaben über den durch den Prostomaschluß entstehenden Canalis neurentericus und den Schwanzdarm der Amphibien (Unke) stammen von mir (1869 Nr. 4a S. 115). Und zwar war

dies überhaupt die erste Mitteilung über solche Bildungen bei den Chordaten. Denn in dem Aufsatz über die Entwicklung der Störe von KOWALEWSKY, OWSJANNIKOFF und WAGNER, wo für diese Fische ebenfalls die Bildung eines neurenterischen Kanals angegeben wird, findet sich meine Arbeit bereits citiert (Nr. 31 S. 178). Die gleichen Angaben KOWALEWSKYS für Amphioxus und die Tunikaten, ferner die Haie und Siredon (nach BOBRETZKYS Beobachtungen) stammen aus dem Jahre 1870 und 1871 (Nr. 30).

Ich erwähne dies nicht deshalb, weil die KOWALEWSKYSchen Mitteilungen schon seit langer Zeit und allgemein, aber wie eben gezeigt mit Unrecht für die ältesten Zeugnisse in der beregten Angelegenheit galten, sondern weil mir bereits der Vorwurf gemacht worden ist, die Priorität KOWALEWSKYS übersehen zu haben, während doch umgekehrt meine Arbeit ihm vorlag, als er das erste Wort über einen Canalis neurentericus publizierte.

Nach dem Erscheinen meiner ausführlicheren Arbeit über die Unke folgten bis in die neueste Zeit verschiedene, einander vielfach widersprechende Angaben über die Schwanzbildung bei anuren und urodelen Amphibien. Ich will aber zunächst nur die ersteren berücksichtigen.

GASSER fand bei Alytes obst. keinen neurenterischen Kanal und läßt das ganze Prostoma in den After übergehen (Nr. 25 S. 83—88); genau dasselbe behauptet SPENCER für Rana temp. (Nr. 40). Die Unrichtigkeit der letzteren Behauptung glaube ich durch den Hinweis auf meine Beobachtungen an demselben Tier erhärten zu können. Aber auch GASSERS Angaben erscheinen mir um so zweifelhafter, als Alytes einen „Schwanzdarm“ besitzen soll. Ich lege dabei kein Gewicht darauf, ob der Canalis neurentericus von Alytes offen bleibt oder sich schließt, sondern will nur betonen, daß bei der Anwesenheit eines Schwanzdarms nicht das ganze Prostoma zum After wird, sondern zum größten Teil sich in einer Naht schließt, welche nur das äußerste ventrale Ende für den After freiläßt.

DURHAM hat nach meinen eigenen Erfahrungen ganz korrekte Bilder von Froschembryonen mit geschlossenem Medullarrohr geliefert (Nr. 23); leider hat er es aber versäumt, die Entstehung der von ihm gesehenen Zustände, insbesondere des neurenterischen Kanals und des Afters festzustellen. — Wieder andere Bilder führt uns der letzte Beobachter, SCHANZ, vor (Nr. 38). Das jüngste von ihm untersuchte und dargestellte Stadium zeigt einen medianen Prostomaschluß (Prostomanaht), welcher oben zwischen sich und dem Schwanzende des Rückens einen horizontalen, an beiden Enden offenen Kanal, angeblich einen Canalis neurentericus freiläßt, unten aber mit dem Boden des Afterdarms breit verwächst, so daß nach außen davon ein enger Afterkanal gegen jene Scheidewand blind ausläuft.

Von dieser Darstellung kann ich nur sagen, daß sie mit keinem meiner Befunde an verschiedenen anuren Amphibien übereinstimmt. Denn wenn auch die Scheidewand einwärts vom After an die ähnliche Bildung von Pelobates erinnert (Fig. 90), so fehlt doch nach der Ansicht von SCHANZ gerade die breite Verbindung des Afters mit dem (nach S. eigentlich gar nicht vorhandenen) Schwanzdarm, welche bei Pelobates die blinde Endigung des Afters ausschließt. Der von SCHANZ abgebildete Durchschnitt kann daher nur entweder eine Abnormität wiedergeben, oder, was mir wahrscheinlicher dünkt, statt in der Medianebene, dicht daneben ausgeführt sein, wodurch sowohl die Verbindung des Afters mit dem Darm, wie anderseits die wirkliche Ausdehnung des Schwanzdarms verdeckt wurden.

Der folgende, von SCHANZ beschriebene Embryo mit einem merklich vortretenden Schwanzstummel zeigt im Mediandurchschnitt einen senkrecht aufsteigenden neurenterischen Kanal und statt

des blindendigen Afterkanals eine in die Prostomanal eingeschlossene Höhle, von deren Mündung nach außen oder innen man nichts erfährt. Dort unten ist der Schnitt unzweifelhaft sagittal neben der Medianebene vorbeigegangen, so daß sich aus ihm nichts über die Afterbildung entnehmen läßt. Unter Hinweis auf DURHAMS und meine eigenen Beobachtungen muß ich daher die Ansicht von SCHANZ, daß der After des Frosches als ein vollkommen blind abgeschlossenes Grübchen am unteren Prostomaende angelegt werde, für irrig erklären. Auch die Anlage des neurenterischen Kanals ist nur im allgemeinen, als Folge des Prostomaschlusses, richtig wiedergegeben; diese Angabe ist aber nur eine Wiederholung meiner ersten Beschreibung dieses Vorgangs bei der Unke.

Ich darf jetzt die von mir für Bombinator angegebenen Endergebnisse als die maßgebenden betrachten für den Vergleich der anuren Amphibien mit Petromyzon. Ich habe schon bei der Beschreibung der Schwanzbildung von Petromyzon gezeigt (S. 37), daß die solide mediane Zellenmasse am Schwanzende, in welcher das Rückenmark und der Schwanzdarm schlingenförmig und die Chorda in der Bucht dieser Schlinge zusammenlaufen, das Homologon einer röhrigen Bildung ist, deren Innenwand dem ursprünglichen Umschlag der beiden primären Keimschichten ineinander und deren Außenwand einer medianen Schlußnaht des hintersten Rückenmarksendes und des Prostoma entspräche. Dies, was bei Petromyzon nur erschlossen werden konnte, liegt aber bei Bombinator und den anuren Amphibien überhaupt unmittelbar vor, so daß in der That der einzige auffallende, aber nicht der wesentlichste Unterschied beider Typen darin besteht, daß der neurenterische Strang und der Schwanzdarm bei jenen Amphibien hohl, bei Petromyzon aber solid sind (vgl. Holzschn. S. 36. 43). Daß dies aber keine eingreifende Bedeutung haben kann, ergibt sich schon daraus, daß es lediglich den gleichen Unterschied in der Bildung des Medullarrohrs wiederholt.

Es ist ferner klar, daß jene kaudalen Kanäle der anuren Amphibien sich weder jemals als eine indifferente formlose Keimmasse darstellen, noch als die verjüngten Ausläufer des Rückenmarks und Darms das Wachstum dieser Teile und der Chorda, geschweige denn der davon getrennten Mesodermplatten in nennenswertem Maß unterhalten können. Sie entsprechen also in keiner Weise und zu keiner Zeit der Vorstellung eines „Teloblasts“. Dann fehlt aber auch eine Veranlassung, den homologen Bildungen von Petromyzon die Bedeutung zuzuschreiben, der Wachstumsherd für einen großen Teil des übrigen Körpers zu sein. Wie meine Beschreibung und die Abbildungen zeigen (S. 36, 37 Fig. 5—12. 38—41. 71—75), verdickt sich das Schwanzende so wie jeder andere Abschnitt des Rückens in der ersten Zeit nur scheinbar, d. h. bloß nach dem einseitigen Ausweis der Mediandurchschnitte. In der That ist es aber nur ein Zusammenrücken der Masse von den Seiten her. Und später erfolgt eine successive Verschiebung dieser Masse in die Länge (S. 38), woran zuletzt auch das Schwanzende teilnimmt, dessen Zellenmassen aber nicht sowohl in den Rumpf, als vielmehr umgekehrt in den auswachsenden Schwanz vorrücken.

Weniger auffallend, aber wichtiger scheint mir der Unterschied zwischen den Neunaugen und den anuren Amphibien, daß die Mesodermplatten bei jenen sich am Schwanzende stark verjüngen und die Prostomanal nicht ganz hinabbegleiten (S. 35, 38), bei den anuren sich aber rückwärts verdicken und im jungen Schwanzstummel noch mächtige Zellenmassen neben den medianen Organen darstellen (vgl. Nr. 4 Fig. 117. 118). Es bedarf kaum des Hinweises darauf, daß dies mit einer entsprechenden Verschiedenheit in der Ausbildung der larvalen Schwänze zusammenhängt.

Schließlich mag man beim Vergleich der beiderlei Afterbildungen wohl daran denken, daß bei den anuren Amphibien wenigstens der Anfang zu einem zeitweiligen Verschlusse des ursprünglichen prostomialen Afters vorliegt.

***Triton cristatus*, *Triton taeniatus*, *Siredon pisciformis*.**

Bei diesen Urodaten fand ich anfangs einen ganz einfachen verdickten Umschlag der Medullarplatte in das Entoderm. Sobald aber die Chorda und das Medullarrohr bis an das Schwanzende des Rückens hergestellt sind, ist das letztere noch beträchtlicher verdickt und verlängert, geradezu knopfartig geworden und verdeckt das Prostoma bis auf einen kleinen Rest am unteren ventralen Ende — den After (Fig. 94). Zuletzt erscheint der letztere noch weiter ventralwärts verdrängt durch eine von jenem Knopf entspringende und aus Darmblatt und Haut bestehende Falte.

Auf Querschnitten zeigt sich, daß beim Übergange von den deutlich gesonderten dorsalen Anlagen in jene knopfartige Endanschwellung nicht nur das Medullarrohr, die Chorda und das Darmblatt miteinander, sondern auch mit den beiden Mesodermplatten in der ganzen Höhe verschmelzen, so daß der bezeichnete Endknopf über dem künftigen After in der That einem „Teloblast“ zu entsprechen scheint.

Einen sicheren Aufschluß über die Bedeutung dieser Bildung habe ich nur an einigen Embryonen von *Triton taen.* erhalten, deren Medullarfurche noch offen, aber am Ende spaltförmig verengt war. An Mediandurchschnitten solcher Objekte fand ich den Übergang der Rückenanlagen in den indifferenten kaudalen Endknopf unterbrochen durch eine vom Ende der spaltförmigen Medullarfurche trichterförmig sich in die Tiefe einsenkende und eine ähnliche, von der Darmhöhle her ihr entgegenstrebende Grube, sowie durch einen soliden Strang, welcher den Grund beider Einsenkungen verband und durch seine längsgestreckten Zellen von der umgebenden Zellenmasse sich abhob (Fig. 93). Ich glaube, daß sich darin ein Rudiment eines neurenterischen Kanals und Schwanzdarms, wie ich solche von den anuren Amphibien beschrieb, gar nicht verkennen läßt. Folglich wäre der Endknopf dem Prostomaschluß dieser Tiere homolog, mit der Maßgabe, daß die Nahtbildung bei den Tritonen durch die ganze Tiefe des Prostoma geht, also den größeren unteren Teil der Schwanzdarmlage völlig unterdrückt.

In kurzer Zeit verschwinden aber auch diese Spuren des ursprünglichen Zustandes; der Endknopf erscheint als eine unmittelbare Fortsetzung der dorsalen Anlagen, und die sich über ihr schließende Haut bildet die vorhin beschriebene Falte oder Lippe über und hinter dem After, welche nach dem eben ausgeführten Vergleich nur der unterste Abschnitt der Prostomanahnt sein kann.

Diese Auffassung wird noch bestätigt durch die Thatsache, daß der schon ziemlich weit hervorgewachsene Schwanz von *Triton* einen soliden Schwanzdarm enthält, welcher nach hinten anschwillt und zuletzt mit Chorda und Rückenmark und wie es scheint auch den seitlichen, dort ganz dünnen Mesodermplatten verschmilzt (Nr. 29).

Über das embryonale Schwanzende der Urodelen ist bisher folgendes bekannt geworden. SCOTT und OSBORN beschreiben für die Tritonen die Bildung eines neurenterischen Kanals mit Einbeziehung des Prostoma in den hintersten Schluß des Rückenmarks (Nr. 19 S. 3). Da sie sich aber nur auf eine äußere Untersuchung der Embryonen beziehen, so ist es begreiflich, daß ihre kurzen Angaben sehr unbestimmt und eigentlich nur Vermutungen waren, die sich denn auch in der angegebenen Form nicht bestätigen.

JOHNSON, welche früher einen Canalis neurentericus bei Triton leugnete (Nr. 28), erblickt ihn neuerdings in der soliden Oberlippe des Prostoma (Nr. 29). Daß ihr aber die genetische Bedeutung dieses Organs ganz unklar geblieben ist, beweist der Umstand, daß sie nach wie vor im After der Urodelen das ganze Prostoma schlechtweg erblickt. Erst SCHANZ brachte ganz bestimmte Thatsachen über die Schwanzbildung der Urodelen, indem er angab, daß die Prostomalippen sich in der Mitte so schlossen, daß sie über sich den Canalis neurentericus und unter sich den After freiließen. Ich habe dies, wie angegeben, für Triton taeniatus wenigstens so weit bestätigen können, daß an der Stelle des Kanals ein ihm homologer Strang von der Medullarfurche zum Darm verläuft. Ein wirklicher Kanal könnte nach meinen Beobachtungen nur eine Ausnahme sein; ja selbst die Ausbildung eines deutlichen Strangs kann ich nicht als Regel für alle genannten Urodelen annehmen.

Aus den für die Urodelen festgestellten Thatsachen ergibt sich, daß ihre Vorfahren die bei den anuren Amphibien noch bestehenden kaudalen Kanäle besaßen, daß sie selbst aber nur Spuren davon zurückbehalten haben. Dadurch erweist sich jedoch ihr embryonales Schwanzende nicht ohne weiteres als ursprünglicher wie dasjenige der Neunaugen, wo ich selbst jene Spuren vermifste.¹ Denn es zeigt sowohl Petromyzon wie den anuren Amphibien gegenüber eine neue Erscheinung, die Verschmelzung aller dorsalen Anlagen im Prostomaschluß zum „Endknopf“.

Daß dieser trotz allen Anscheins (S. 46) nicht ein „Teloblast“ im Sinne KUPFFERS ist, ergibt sich daraus, daß er aus der Prostomanaht selbst hervorgeht, während der Teloblast in der Oberlippe des ursprünglichen Prostoma entstehen und diesen Platz behalten soll (S. 39). Daß ferner jener kaudale Endknopf der Urodelen das Wachstum der mit ihm verbundenen dorsalen Anlagen unterhalte, sowie es KUPFFER vom Teloblast annimmt, kann direkt weder bewiesen noch bestritten werden. Doch ist es sehr unwahrscheinlich, daß er mehr leistet wie die homologen Teile bei den nächsten Verwandten der Urodelen, nämlich den anuren Amphibien, indem nur die Streckung der in ihm enthaltenen Mesodermanlagen als eine besondere Leistung des Endknopfs angesehen werden könnte. Diese Streckung erfolgt aber ebenso an den kaudalen Mesodermplatten der anuren Amphibien, mit dem Unterschied, daß sie vom Schwanzdarm getrennt, bei den Urodelen aber mit demselben verbunden sind. Diesem Vergleich gegenüber kann aber der Hinweis auf die weitentfernten Verwandten, die Amnioten, der sich in dem Suchen nach einem „Primitifstreif“ bei den niederen Wirbeltieren kundgibt, nicht maßgebend sein. Denn obgleich die dabei obwaltenden Homologien zwischen beiden Abteilungen gar nicht zu verkennen sind, so hat man sich hier wie in allen ähnlichen Fällen vor dem Trugschluß zu hüten, daß die Homologie eine Identität einschliesse.

Bekanntlich hat BALFOUR den Primitifstreif der Amnioten sehr glücklich mit der Prostomanaht der Selachier verglichen (Nr. 2 S. 139. 150. 259), so daß der neurenterische Kanal in beiden Fällen die Vordergrenze des homologen Stücks bezeichnet. Will man daher bei anderen Fischen und den Amphibien das gleiche Homologon finden, so hat man, statt nach äußerlich ähnlichen Bildern, einzig und allein nach dem Prostomaschluß und seiner wichtigsten Grenze, nämlich seinem durch den

¹ Eine Darmausbuchtung, welche ich bei Petromyzon gleich nach der Bildung der Prostomanaht bisweilen über dem After antraf, halte ich nicht für das Rudiment einer Mündung des Schwanzdarms, weil sie zu tief liegt und allenfalls der späteren Darmbucht unter dem Schwanzdarm entspricht (Fig. 74. 75).

neurenterischen Kanal bezeichneten oberen Ende zu suchen. Nun wüßte ich überhaupt kein Wirbeltier zu nennen, bei welchem die ganze Ausdehnung des Prostoma bis lange nach seinem Schluß so bestimmt und klar vorläge wie bei der Unke, an welcher der vielgenannte Canalis neurentericus zuerst entdeckt wurde. Das Homologon des Primitifstreifs ist dort die ventrale Hälfte des Schwanzes von seiner Spitze bis zum After (Haut, ventrale Hälfte des Schwanzdarms und der Mesodermplatten, Hinterwand des Afterdarms). (Vgl. Fig. 85 und Holzschnitt S. 43). Natürlich gilt dasselbe dann auch nach den vorausgeschickten Vergleichen für alle Amphibien und die Neunaugen (Holzschn. S. 36). Damit erledigen sich die Ansichten von SHIPLEY, welcher den Primitifstreif von *Petromyzon* bloß an der Schwanzspitze sah (Nr. 17 S. 334), ferner von GASSER (Nr. 25), BELLONCI (Nr. 21 S. 114—119) und SCHULTZE (S. 30), welche wiederum den Primitifstreif der Amphibien über die Enden des Prostoma hinaus bis in den Rücken und Bauch des Embryo hinein suchten.

Dies wären die Homologien des Primitifstreifs. Ist nun aber alles, was vom Primitifstreif behauptet werden kann, ohne weiteres für den Prostomaschluß der Anamnia anzunehmen? Gewiß nicht. Wenn es vom Primitifstreif heißt, daß das Mesoderm aus ihm hervorwachse, so muß dies für den Vergleich so umschrieben werden, daß dieser Gastrulationsakt an einem geschlossenen Prostoma und durch dasselbe hindurch vor sich gehe, welches letztere wir bei den Amnioten in seiner ganzen Ausdehnung überhaupt nicht offen kennen. Da nun aber bei der Anamnia das offenbar ursprünglichere Verhältnis vorliegt, daß die Gastrulation erst vollkommen abläuft und dann erst das Prostoma sich schließt, so ist es ganz natürlich, daß von ihrem Prostomaschluß oder dem morphologischen Homologon des Primitifstreifs aus keine Einwanderung von Mesoderm mehr erfolgt. Die Voraussetzung, daß es doch geschieht, weil es bei den Amnioten erwiesen sei, ist schon deshalb mißlich, weil dabei von höheren abgeänderten Formen auf die einfacheren ursprünglichen geschlossen wird. Nach meiner Ansicht ist aber der einzig richtige Weg der, erst die Verhältnisse bei den letzteren festzustellen und dann zu untersuchen, welche Abänderungen dieses Verhaltens bei den ersteren stattgefunden haben.

Noch ein Punkt sei hier kurz berührt — die Bildung des Afters. Bei *Petromyzon* und den Amphibien ist er das untere Prostomaende, doch zeigt er bei den letzteren schon die Neigung, sich zeitweilig zu schließen, um bei anderen Vertebraten ganz als sekundäre Bildung hinter dem Primitifstreif oder seinem Homologon zu erscheinen. Daß dies eine abgeänderte Entwicklung bedeutet, wird niemand bezweifeln; dann bleibt aber nichts übrig, als den in gleicher Weise entstehenden After von *Amphioxus* ebenso aufzufassen und ihn den nicht ganz wenigen Organen dieses Tieres anzureihen, welche im Vergleich zu den niederen Wirbeltieren Rückbildungen und sekundäre Abänderungen anzeigen.

Die Mesomeren.

Die Verwandlung der Mesodermplatten in die Mesomeren und die Seitenplatten wurde schon in einem früheren Kapitel kurz angedeutet (S. 14). Auch erwähnte ich dort bereits die Ungleichmäßigkeit dieses Vorgangs in den verschiedenen Körperregionen. Einmal geht im größeren vorderen Teil des embryonalen Rückens die Spaltung der Mesodermplatten in zwei Schichten der Mesomeren-

bildung voraus (Fig. 37), während im längeren hinteren Körperabschnitt die letztere die noch soliden Mesodermplatten trifft. Zweitens vollzieht sich die Trennung von Mesomeren und Seitenplatte mit einer ähnlichen Verschiedenheit, indem in der vorderen Körperhälfte sowohl die Mesomeren als auch die Seitenplatte bei ihrer Ablösung voneinander hohl sind (Fig. 96), während weiter rückwärts hohle Mesomeren von soliden Seitenplatten, endlich solide Mesomeren und selbst ungegliederte Mesodermplatten von den noch völlig ungeschichteten Seitenplatten sich trennen (Taf. VI; in Fig. 60 ist die Mesomerenbildung vom Afterdarm noch weit getrennt).

Betrachten wir zuerst die Mesomeren der vorderen Körperregion, d. h. der Kiemen- und Herzgegend, da der Kopf mit allen seinen Teilen erst später untersucht werden soll. Im Beginn ihrer Sonderung von der Seitenplatte stoßen ihre Außen- und ihre Innenwand oben neben dem Rückenmark in einer Kante dachförmig zusammen und divergieren abwärts, wobei die erstere ziemlich gerade hinabzieht und anfangs unmerklich in das Parietalblatt übergeht, während die Innenwand schräg einwärts gegen den zwischen der Chorda und dem Darmblatt befindlichen Winkel abfällt und dort mit einer deutlichen Kante nach außen und unten in das Visceralblatt umbiegt (Fig. 96). Die Trennung dieser Mesomeren von der Seitenplatte beginnt mit einer leichten Einbuchtung der Außenschicht an der künftigen Grenze beider Teile; indem diese Kerbe sich zu einer Falte vertieft, rückt diese gleichzeitig in die Falte hinein, welche von der Innenwand des Mesomers und dem Visceralblatt gebildet wird, um mit ihr schließlich zu verschmelzen. Auf diese Weise wird das dachförmige Mesomer auch unten bis zu seiner inneren unteren Kante vollkommen abgeschlossen, und vereinigen sich anderseits die oberen Kanten des Visceral- und Parietalblattes unmittelbar unter dem Mesomer, zwischen diesem und dem Darmblatt, zur Mesenterialfalte. Doch wird die letztere erst in der Herzgegend deutlich; in der Kiemengegend trennt sie sich nirgends vollkommen von jener Innenkante der Mesomeren.

Während dieser Vorgänge hat sich die Innenwand der Mesomeren verdickt und springt bauchig in die zentrale Höhle vor, so daß diese zu einer engen Spalte verengt wird. Die Außenwand bleibt gleichmäßig und überdeckt jenes Zellenpolster oder die künftige Muskelplatte mit starker Krümmung von oben nach unten und innen, sowie von vorn nach hinten. In dem Maße als das ganze Mesomer in die Höhe auswächst, wird dieser Gegensatz in der Bildung seiner beiden Schichten immer stärker, indem sich die Außenschicht immer mehr verdünnt und zuletzt wie ein zartes Epithel über die Muskelplatte hinzieht (Fig. 103. 133). Die frühere Höhle des Mesomers ist alsdann völlig verschwunden.

Die Zellen der Muskelplatte dehnen sich, indem sie sich gleichzeitig aneinander verschieben, allmählich zu derselben Länge und Breite aus wie die ganze Muskelplatte, so daß diese endlich eine Säule von einzelligen Plättchen darstellt. Jedes dieser Plättchen wird alsdann ganz klar und mehrkernig und fällt in seiner Rindenschicht feinste, stark glänzende Muskelfibrillen aus, welche von vorn nach hinten verlaufen und anfangs in merklichen Abständen voneinander liegen (Fig. 133). Indem die Zahl dieser Fibrillen stetig zunimmt, füllen sie endlich den ganzen Innenraum ihrer Zelle aus, so daß ein solches Muskelplättchen nur noch aus Fibrillen und zwischen sie eingeschlossenen großen klaren Kernen zu bestehen scheint. Ich habe in dieser Beziehung der Beschreibung von SHIPLEY (Nr. 17 S. 337. 338) nur die Bemerkung hinzuzufügen, daß der Zusammenhang des Fibrillenbündels zweifellos auf die Erhaltung eines minimalen Restes der ursprünglichen einheitlichen Grund-

substanz zurückzuführen ist. Auch war es mir interessant zu beobachten, daß die Bildung der Muskelfibrillen in den ursprünglichen entodermalen Mesomerenzellen der Neunaugen genau so erfolgt wie in den Ektodermzellen der Scyphomedusen (Nr. 8).

Dagegen kann ich SHIPLEYS Ansicht nicht beistimmen, daß die Aufsenschicht des Mesomers, ohne an der Muskelbildung teilzunehmen, verschwindet; eben so wenig freilich der Angabe von SCOTT (Nr. 18 S. 160), daß jene Schicht sich ebenso wie die Innenschicht verändert. Ich fand vielmehr ihre Leistungen recht vielseitig.

Da die Zellen der Innenschicht sich ziemlich gleichzeitig in der angegebenen Weise in Muskelplättchen verwandeln, die Zahl der letzteren und die Höhe der ganzen Muskellage aber weiterhin zunimmt (vgl. Fig. 61. 67), so kann dies nur durch Anlagerung neuer Bildungszellen geschehen. Und in der That sehe ich an der oberen Kante der Muskelplatte stets solche Zellen liegen, welche in geschlossener Lage in die Aufsenschicht umbiegen und daher nur von dieser herrühren können. Ich brauche kaum hinzuzufügen, daß dies die Homologa der „Muskelknospen“ sind (Fig. 133).

An ihrem unteren Ende geht die Aufsenschicht anfangs bogenförmig unter die Muskelplatte (Fig. 61. 96. 103. 107); dann faltet sie sich aber an diesem Umschlag und wächst mit dieser Falte zwischen Oberhaut und Parietalblatt hinein, um auf diesem Wege später bis an die Bauchseite vorzudringen (Fig. 103. 110 und Taf. IX). Anfangs ist diese Falte unzweifelhaft aus indifferenten Embryonalzellen zusammengesetzt; später setzt sich aber die Muskelbildung vom Rücken her in das innere Faltenblatt fort, welches dann ebenso wie die dorsale Kante der Muskelschicht durch die Einwanderung von Zellen aus der Aufsenschicht wächst.

Man kann also sagen, daß die Aufsenschicht der Mesomeren dazu dient, durch fortdauernde Anlagerung ihrer Zellen an die dorsale und die ventrale Kante der muskulösen Innenschicht das Wachstum dieser letzteren zu unterhalten. Daraus erklärt sich auch, daß sie an der Außenseite der Muskelmasse immer dünner wird und zuletzt wirklich schwindet. Dazu trägt aber noch ein anderer Umstand bei. Sobald nämlich die Oberhaut über dem Rückenmark sich abhebt und der Zwischenraum sich mit einer gallertigen Grundsubstanz füllt, erscheinen darin einzelne Zellen, welche nur von der Aufsenschicht der Mesomeren herrühren können; und das interstitielle Bildungsgewebe, welches ziemlich frühe die Chorda zu umspinnen beginnt, stammt wenigstens zum größeren Teil ebenfalls von der Aufsenschicht, nämlich von ihrem unteren Abschnitt, so lange derselbe einen aus indifferenten Zellen zusammengesetzten Boden der dreieckigen Mesomeren darstellt (Fig. 96. 103).

In der hinteren Hälfte des Rumpfes sind die geschilderten Neubildungen der Mesomeren nicht so leicht zu verfolgen, weil infolge der verspäteten Schichtung weder die Kontinuität ihrer beiden Schichten mit denen der Seitenplatte zur Erscheinung kommt, noch die ursprünglichen Grenzen jener Schichten sichtbar werden. Nur aus den Folgestufen (Fig. 62) läßt sich derselbe Entwicklungsgang, welchen ich für die vordere Rumpfhälfte beschrieb, auch für die hintere Hälfte annehmen. Über die Größen- und Zahlenverhältnisse der Mesomeren in den letzteren möchte ich aber noch folgendes anführen.

Bis ungefähr die Hälfte der Mesomeren des ganzen Körpers gesondert ist, bleibt die Länge jedes neuentstehenden Mesomers ebenso groß wie bei den allerersten; dann nimmt sie aber beim Fortschreiten der Mesomerenbildung nach hinten stetig ab, so daß die zuletzt entstehenden Mesomeren in sagittalen Durchschnitten wie dünne, aus 1—2 senkrechten Zellenreihen bestehende, dicht aneinander

gedrängte Stäbchen aussehen. Daher nimmt auch das Durchschnittsmaß der Mesomeren, so lange sie noch in Vermehrung begriffen sind, beständig ab, obgleich die zuerst entstandenen sich fortdauernd verlängern. Hat aber die Mesomerenbildung den Afterdarm erreicht — was in Larven geschieht, wie sie Fig. 12 zeigt —, so bleibt die dann erreichte Zahl von ca. 70 Mesomeren, vom Vorderkopf bis zum Afterdarm gerechnet, konstant, wenigstens bis diese ganze Strecke noch um die Hälfte gewachsen ist, wie ich an den ältesten meiner Larven sehe. Natürlich nimmt dann die Durchschnittslänge der Mesomeren dieser Strecke wieder entsprechend zu.

Daraus folgt, daß die Verlängerung des Embryo und der Larve von *Petromyzon* nicht ein einfaches Vorschieben von hinten nach vorn ist, sondern auf einer fortdauernden, aber ungleichen Verlängerung aller Teile beruht, welche vorn früher beginnt, hinten aber ergiebiger ist. Es folgt daraus ferner, daß die im Rumpfe einmal ausgefallten Mesomeren an seiner hinteren Grenze weder in den Schwanz hineinrücken, noch von dort aus vermehrt werden.

Die Seitenplatten.

Die Seitenplatten sind in der Kiemen-Herzgegend schon vor der Ablösung der Mesomeren in ihre beiden Blätter gespalten (Fig. 96); dagegen schreitet diese Spaltung sehr langsam nach hinten fort, so daß sie in der hinteren Rumpfhälfte erst nach jener Ablösung erfolgt (Fig. 57—62). Daher fehlt dort ein Zusammenhang der zwischen beiden Blättern entstehenden Leibeshöhle und der Mesomerenhöhle oder eben eine einheitliche Spaltung der ganzen Mesodermplatten, wie sie vorn zu sehen ist.

Es besteht aber noch ein weiterer Unterschied in der Spaltung der Seitenplatte jener vorderen Körpergegend und der hinter der Lebergrube liegenden Partien. Vor der Lebergrube spaltet sich die Platte gleichzeitig in ihrer ganzen Höhe bis zu dem zugeschärften unteren Rande hinab (Fig. 95—105); weiter rückwärts sieht man aber nur ihren oberen Rand gespalten und so in eine Mesenterialfalte verwandelt, welche ziemlich unregelmäßig bald weit offen, bald eng geschlossen ist, wogegen der sich abwärts daranschließende Hauptteil der Seitenplatte noch gar keine Schichtung erkennen läßt (Fig. 106. 107).

Endlich vollzieht sich im Verlauf der VI. Periode noch eine wichtige Veränderung an der gleichmäßig spaltförmigen Leibeshöhle der bezeichneten vorderen Körperhälfte. In der Kiemengegend erweist sie sich nämlich als eine rudimentäre Bildung; denn die aus dem Darmblatt seitlich und nach außen sich ausstülpenden Kiementaschen drücken beide Blätter der Seitenplatte zusammen und durchwachsen sie, worauf auch deren in den Zwischenräumen der Kiementaschen zurückgebliebene Reste sehr bald jede Spur der Schichtung vermissen lassen. Erst in der darauffolgenden Herzgegend erweitert sich der ganze Spalt jeder Seitenplatte sehr frühe zu einer weit offenen Höhle, welche aber in der Lebergegend bis auf die beschriebene Lücke in der Gekrösefalte wieder verschwindet. Denn die indessen ziemlich tief hinab geschichtete Seitenplatte des Rumpfes wird durch die breite Leberanlage und den dicken Urdarm noch längere Zeit zusammengepreßt, bis die allmähliche Verschmächtigung dieser Teile eine rückwärtige Fortsetzung jener offenen perikardialen Leibeshöhle gestattet.

Auch in einer anderen Beziehung bildet die Leberanlage eine gewisse Grenze in der Bildung der Seitenplatte. In der Kiemen-Herzgegend erreicht nämlich die hinabwachsende Seitenplatte die

Bauchseite schon in der V. Periode, neben der Leber und dem Mitteldarm aber erst sehr viel später, im Verlauf der VII. Periode. Dies rührt natürlich wesentlich daher, daß der Mitteldarm von der Leberanlage an zuerst sehr viel dicker und höher ist, als der Vorderdarm, hat aber keineswegs zur Folge, wie man denken könnte, daß die Seitenplatte dort entsprechend tiefer hinabzuwachsen habe, um die Bauchseite zu erreichen. Denn während der VII. Periode nimmt die Höhe des Mittel- und Hinterdarms bis zur vollen Herstellung ihrer Röhrenform so bedeutend ab, daß die unter ihnen zusammentreffenden Seitenplatten nicht merklich höher erscheinen als anfangs. Es ergibt sich daraus, was schon für die ganze Masse des Embryo angegeben wurde, daß die einmal gesonderte Seitenplatte, welche durch ihre stetige Verdünnung deutlich genug eine fortdauernde Ausdehnung anzeigt, diese vorherrschend in longitudinaler Richtung ausführt.

Von den Erzeugnissen der Seitenplatten will ich hier nur diejenigen zur Sprache bringen, welche sich kürzer abhandeln lassen, dagegen die Kopfnieren, das Herz u. ä. in besonderen Kapiteln darstellen.

Die Gekrösefalten der Neunaugen entsprechen ihrem Namen sehr unvollkommen; denn wenn sie auch, wie bei allen Wirbeltieren, über den Urdarm medianwärts gleitend, zwischen ihm und der Aorta zusammentreffen, so führt dies bei *Petromyzon* nur auf einer sehr kurzen Strecke ihres ganzen Verlaufs zur Bildung eines Gekröses. In der Kiemengegend kommt es, wie bei allen Wirbeltieren, schon deshalb nicht dazu, weil mit der Leibeshöhle auch die Gekrösefalten verschwinden, nämlich in das perichordale Bildungsgewebe aufgehen. In der Herz- und der Lebergegend entwickelt sich allerdings ein kurzes und zartes Gekröse der Speiseröhre und des Vorderendes vom Mitteldarm (Fig. 115. 118—120); doch wird dasselbe in der Lebergegend sehr bald wieder aufgelöst (Fig. 125—127) und erhält sich nur über dem Herzen, dort aber noch bei ausgewachsenen *Ammocoeten*. Im übrigen Rumpf unterbleibt aber die Entwicklung eines Gekröses überhaupt ganz. Denn sobald die Gekrösefalten über dem Urdarm zusammengetroffen sind, kann man ihre beiden Blätter, das viscerele und das parietale, von einer Seite zur andern ununterbrochen verlaufen, aber keine sie verbindende Brücke sehen (Fig. 117. 123). Und wenn dieser Mangel eines Gekröses anfangs auch zweifelhaft erscheinen könnte, weil der Darm noch überall die Wand der Leibeshöhle berührt, also jenes verdecken könnte (Fig. 63—65), so zeigen doch schon nur wenig ältere Larven, deren Leibeshöhle sich ansehnlich erweitert hat, daß der Darm wirklich ganz frei durch sie hinzieht (Fig. 65). Die Angaben von RATHKE (Nr. 36 S. 89) und STANNIUS (Nr. 41 S. 192), daß die erwachsenen Neunaugen kein Gekröse besäßen, trifft also schon für deren 7—8 mm lange Larven zu, so zwar, daß es zum kleineren Teil wieder aufgelöst, zum größeren Teil aber nicht einmal angelegt wird.

Nach der Verwachsung der Gekrösefalten, welche in der Lebergegend beginnt, bleibt das einschichtige epitheliale Visceralblatt dem Darmblatt dicht angeschmiegt und sind keinerlei andere Zellen zwischen ihnen zu sehen. Erst an den ältesten meiner Larven entdeckte ich eine tiefere Zellschicht der äußeren Darmwand, in welcher schon Muskelfibrillen hervortraten. Bei der Unmöglichkeit einer Einwanderung dieser Zellen — infolge der frühen Auflösung des Gekröses — ist also die ganze äußere Darmwand, insbesondere Peritonealepithel und Muscularis, vom Visceralblatt allein abzuleiten. Wahrscheinlich verläuft diese Differenzierung ebenso, wie ich es am Visceralblatt des Herzens verfolgte und weiter unten beschreiben werde.

Unter dem Darm und seinen Anhangsbildungen (Herz, Leber) verbinden sich die zugespitzten

unteren Ränder der Seitenplatte genau ebenso wie die Gekrösefalten, so daß die beiden Visceralblätter und die beiden Parietalblätter kontinuierlich ineinander übergehen und zwischen ihnen die beiden Hälften der Leibeshöhle zusammenfließen.¹ Noch bevor dies geschehen ist, hebt sich die Oberhaut von dem anliegenden Parietalblatt ab und wölbt sich nach unten vor (Fig. 124—128). Der auf diese Weise zwischen beiden Epithelien entstandene und auf beiden Seiten durch die Ränder der hinabgewachsenen Muskelplatten abgeschlossene Raum füllt sich mit gallertiger Flüssigkeit, in welche einzelne Zellen, wie mir scheint vom Parietalblatt einwandern. Dieser mediane Streifen der larvalen Leibeswand entspricht genau dem, was RATHKE einst bei den Amnioten die *Membrana reuniens* nannte. Andererseits ist darin eine Wiederholung der ähnlichen Bildung über dem Rückenmark nicht zu verkennen. Und sowie diese allmählich zu einer Rückenflosse auswächst, tritt auch jene *Membrana reuniens*, namentlich in der hinteren Rumpfhälfte, kielförmig nach unten hervor und bildet so eine ventrale Flosse des Rumpfes.

Eine besondere Erwähnung verdient noch die Seitenplatte des hinteren Drittels des Rumpfes. Sie bleibt dort, wie schon bemerkt wurde, bis nach ihrer Ablösung von den blasigen oder soliden Mesomeren eine unregelmäßige Schicht von größeren und kleineren Zellen, obgleich aus ihrem verdickten medialen Rande schon sehr frühe der Kopfnierengang hervortritt (s. u.). Jene Zellen zeigen bis zur VII. Periode alle Übergänge in der GröÙe, so daß man annehmen muß, daß die ursprünglich groben Embryonalzellen der Mesodermplatte dort in einer recht unregelmäßigen Weise sich verkleinern und vermehren (Fig. 57. 59. 60).

Vom Beginn der VII. Periode an ändert sich aber dieses Bild. Während die überwiegende Mehrzahl jener Zellen durch fortgesetzte Teilungen sich merklich verkleinert und dabei durch die Auflösung ihrer Dotterkörner in gewöhnliche protoplasmatische Bildungszellen sich verwandelt, bleiben zwischen ihnen einige wenige der ursprünglichen Embryonalzellen sowohl in der GröÙe wie in ihrem Gehalt an Dotterkörnern unverändert, so daß sie unter den ersteren sofort auffallen (Fig. 62).

Sie liegen jederseits im verdickten medialen Teil der Seitenplatte unter oder nach außen von dem Kopfnierengange, meist von kleinen Zellen eingeschlossen, bisweilen aber unmittelbar am Darmblatt, so daß oft ihre Zugehörigkeit zu dem letzteren, welches noch aus ganz ähnlichen Zellen besteht, in Frage kommen könnte. Eine genauere Untersuchung hat mich aber immer überzeugt, daß es ursprüngliche Mesodermelemente und nicht etwa vom Darmblatt her eingewanderte Zellen sind. Auch tritt ihre Besonderheit innerhalb der Seitenplatte weniger auf Querdurchschnitten hervor, wo sie solche in der Entwicklung zurückgebliebene Embryonalzellen vortäuschen können, wie sie in allen anderen Organanlagen einzeln zu beobachten sind. Auf passenden Sagittaldurchschnitten erscheinen sie dagegen durch die ganze Seitenplatte des Hinterrumpfs perlschnurartig aneinander gereiht, so daß der Eindruck einer durch sie repräsentierten besonderen Anlage unabweislich ist.

Im weiteren Verlauf der VII. Periode rückt diese Reihe großer Zellen mit dem ganzen proximalen Rande der Seitenplatte medianwärts und gelangt so an die Innenseite des Kopfnierengangs (Fig. 63). Sobald dann die Schichtung der Seitenplatte deutlich wird, erkennt man auch, daß jene Zellen im Parietalblatt liegen, indem zwischen ihnen und dem Darmblatt das Plattenepithel des Visceralblattes sich kontinuierlich hinzieht. Gelegentlich konnte ich an ihnen schon in dieser Periode, nämlich

¹ Auf die Bildung eines ganz beschränkten ventralen Lebergekröses werde ich im letzten Abschnitt zurückkommen.

während der Umbildung des Darmblatts und bevor sie die Medianebene erreicht hatten, feststellen, daß sie die Anlagen der Geschlechtsprodukte seien. Denn einige von ihnen, welche bei schwächerer Vergrößerung noch beinahe so wie die früheren großen, dotterhaltigen Embryonalzellen innerhalb des kleinzelligen Gewebes der Umgebung aussahen, ließen unter stärkeren Linsen eine von Dotterkörnern durchsetzte Grundsubstanz und darin einige große rundliche, sehr zarte und helle, sowie großkernige Zellen erkennen, welche nur als keimzellenähnliche Gebilde angesprochen werden konnten.

Die meisten der embryonalen Genitalzellen verwandeln sich aber in dieser Weise erst später, nachdem alle übrigen Zellen der Larve, auch die sonst am längsten dotterhaltigen Darmblattzellen in differente Gewebszellen umgebildet waren. Dann sind die ersteren bereits an die Stelle der Gekrösewurzel und unter die Aorta vorgerückt und enthalten in dem nach allen Seiten hin bindegewebig abgeschlossenen Raum jene großen hellen Elemente, welche meist schon wegen ihrer Größe nur als wirkliche Keimzellen gedeutet werden können.

Dieser Befund bestätigt das, was ich schon bei den Amphibien gefunden habe, daß die Geschlechtsorgane und -produkte an der Gekrösewurzel aus Zellen entstehen, welche am längsten Embryonalzellen oder wenn man will, Blastomeren bleiben (Nr. 4 S. 831. 898 Anm.). Bei *Petromyzon* ist dies noch auffälliger und es wird dadurch meine schon bei jener früheren Gelegenheit nachdrücklich verfochtene Ansicht unterstützt, daß die Vererbung nicht vom fertigen Muttertier aus auf die erst in ihm entstandenen Keime, sondern von einem Keime direkt auf die nächste Generation von Keimen erfolge (Nr. 4 S. 895—902).

Die Kopfniere.

Die ersten Spuren der Kopfniere von *Petromyzon* zeigen sich bereits in der VI. Periode, gleich nach dem ersten Erscheinen der Herzanlage und ungefähr an der Grenze der Herz- und der Lebergegend. Sie bestehen in einer längsgerichteten rinnenförmigen Ausbuchtung des Parietalblatts dicht unter der Gekrösefalte, welche in derselben Höhe sofort nach vorn bis zur Kiemegegend und etwas langsamer nach hinten auswächst (Fig. 99. 103—107). In der Herz- und der vorderen Lebergegend ist diese Ausbuchtung die Anlage der eigentlichen Kopfniere, weiter rückwärts diejenige des Kopfnierengangs. Die Kopfniere selbst entsteht also früher als der übrige Gang, dieser aber als eine unmittelbare und gleichartige Fortsetzung der ersteren.

Die Anlage der Kopfniere verwandelt sich sehr bald in eine tiefe Tasche, welche dicht neben und nach außen von der Gekrösefalte hinaufwächst, früher oder später sich an ihrem blinden Ende erweitert, aber nur eine spaltförmige Verbindung mit der Leibeshöhle besitzt (Fig. 99. 103—105). Gleichzeitig mit der Ausbildung der Tasche schließt sich jene ihre Mündung durch Verschmelzung der Lippen ungefähr über der Mitte der Herzanlage (Fig. 104. 105); die Tasche mündet dann ganz vorn durch eine kleine Öffnung und nach einer kurzen Strecke, auf welcher sie gegen die Leibeshöhle geschlossen ist, durch eine längere Öffnung in die letztere. Darauf wird auch diese längere Öffnung in ihrer Mitte durch eine Verschmelzung ihrer Lippen unterbrochen, wodurch die Tasche drei Öffnungen erhält, von denen die letzte durch einen ähnlichen Verschluss der rinnenförmigen Anlage nach hinten

begrenzt wird. Nachdem die längliche Tasche endlich an den Verschlussstellen sich vom Parietalblatt vollends abgelöst hat, ist sie in einen außerhalb desselben befindlichen, längsgerichteten Schlauch mit drei absteigenden und in die Leibeshöhle mündenden Schenkeln verwandelt (Fig. 108).

Diese Schenkel liegen anfangs noch vollkommen außerhalb der Leibeshöhle, ihre Mündungen also in der glatten Parietalwand der Höhle (Fig. 105). Früher oder später erhebt sich aber unmittelbar nach aufsen von den Taschenmündungen eine Falte des Parietalblattes, wodurch die beschriebenen röhrigen Bildungen der Kopfniere zwischen jener neuen Falte und der Gekrösefalte in eine frei in die Leibeshöhle vorspringende Leiste zu liegen kommen, welche nunmehr, wie sich gleich zeigen wird, die ganze definitive Kopfniere darstellt (Fig. 99. 110). Auch an dieser Leiste springen die Nierenmündungen über deren freie untere Fläche zunächst nicht hervor (Fig. 108). Allmählich wachsen aber ihre Ränder zu wulstigen Ringen aus; und indem dieses Wachstum fortschreitet, ziehen sie den epithelialen Überzug der Leiste ebenfalls röhrenförmig hervor (Fig. 109). So verwandeln sich die absteigenden Kanalschenkel der Kopfniere, welche vorher ganz außerhalb der Leibeshöhle lagen, zuletzt in frei in die letztere hinabhängende Röhren mit einem dicken inneren und einem sich stetig verdünnenden äußeren Epithel, sowie erweiterten, wulstig eingefassten Mündungen. Die Bewimperung des Kanals und seines Mündungsstückes vollendet die Bildung eines Kopfnierentrichters.

In welcher Weise sich die Zahl der drei ersten absteigenden Kanäle der Kopfniere vermehrt, habe ich nicht ganz bestimmt eruieren können. Da ich aber hinter dem letzten derselben die rinnenförmige Anlage noch offen und sehr bald darauf in der Regel 5 absteigende Kanalschenkel (Fig. 109) — selten 4 oder 6 —, dagegen niemals eine Andeutung einer abweichenden Bildungsweise derselben antraf, so halte ich es für wahrscheinlich, daß die späteren Kanäle ebenso entstehen wie die ersten.

Irgend eine bestimmte und regelmässige Beziehung der Kanäle zur Metamerie des Körpers (Scott) muß ich in Abrede stellen, da ich sowohl 3 als 5 Kanäle im Bereich zweier oder dreier Metameren fand (Fig. 108. 109). Im ganzen verschiebt sich aber die Kopfniere, wenigstens relativ nach vorn, indem sie anfangs bis über die Leber hin sich erstreckt, später aber ganz vor derselben liegt. Dabei schlängelt sich der horizontale, die Trichter aufnehmende Kanal und bildet endlich mit den proximalen Enden der Trichterkanäle einen dichten Knäuel. Von diesen habe ich bisweilen zwei an ihrer Wurzel vereinigt gesehen, wahrscheinlich infolge einer Verschmelzung beim gemeinsamen Auswachsen aus dem Sammelgang.

Während der Bildung der Trichter bläht sich das Peritonealepithel zwischen den Trichtern und an der Innenseite der Kopfniere sackförmig auf, worauf einzelne Mesodermzellen und ein Aortenzweig in diese Ausbuchtung eindringen und so den äußerlich oft traubigen „Glomerulus“ der Kopfniere herstellen, deren Kanäle außerdem von der Stammvene umspült werden (Fig. 118).

Der von der Kopfniere sich rückwärts fortsetzende Kopfnierengang entsteht, wie ich schon erwähnte, genau ebenso wie die Kopfniere und unterscheidet sich von dieser erst dadurch, daß er sich vollständig vom Parietalblatt abschnürt. Merkwürdig ist aber die Unregelmässigkeit in der Entwicklung des Kopfnierengangs jenseits der Lebergegend (Fig. 106. 107). Es ist dort alsdann die Seitenplatte bis in die Nähe des Kopfnierengangs hinauf meist nur einschichtig, also ohne jede Andeutung einer Leibeshöhle. Diese ist vielmehr erst im Bereich des Kopfnierengangs und in der Gekrösefalte angelegt, aber in sehr verschiedener Weise. Bald erscheint sie dort weit offen, so daß die Gekröse- und die Nierenfalte als weite Buchten derselben sich darstellen; bald und nicht selten auf der anderen

Seite desselben Querschnitts zeigt sie sich spaltförmig, ja bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt, was sich dann an der Anlage des Nierengangs wiederholt. Ebenso verschieden ist der Grad der Abschnürung des letzteren: auf der einen Seite zeigt sich seine Anlage noch rinnenförmig, während sie auf der andern Seite schon vollkommen röhrenförmig abgeschnürt ist. Endlich wechselt dies Verhalten auch auf derselben Körperseite, so daß derselbe Gang, von der Lebergegend rückwärts verfolgt, bald rinnen-, bald röhrenförmig, geschlossen oder mit offener Lichtung sich darstellt.

In diesem Zustande fand ich den Kopfnierengang im Anfang der VII. Periode bis hinter die Mitte des Rumpfes. Er reicht alsdann aber noch weiter; nur fehlt dort, wo die groben Embryonalzellen der Seitenplatte jede Schichtung derselben noch unterdrücken, auch eine rinnenförmige Anlage des Kopfnierengangs. Er erscheint daher an der äußeren Grenze von Mesomeren und Seitenplatte als ein zwischen sie eingekeilter solider Strang, welcher sich weiter rückwärts unmerklich verliert und erst allmählich hohl, röhrenförmig wird (Fig. 57—59).

Ich kann nicht umhin, schon hier auf die allgemeine Bedeutung dieser Befunde aufmerksam zu machen. Die Angaben über die erste Entstehung des embryonalen Nierengangs bei den verschiedenen Wirbeltieren gehen selbst unter denjenigen Beobachtern, welche ihn vom Mesoderm ableiten, wenigstens darin auseinander, daß seine Anlage bald als röhrenförmige Ausbuchtung des Parietalblatts, bald als solider Zellstrang beschrieben wird, welcher entweder von der Seitenplatte oder von der noch ungesonderten Mesodermplatte abstamme. Die von Petromyzon angeführten Thatsachen beweisen aber, daß solche Verschiedenheiten noch weniger wesentlich sind, als man bisher annehmen durfte. Denn wenn sie nicht nur in derselben Spezies, sondern selbst in demselben Individuum und zum Teil sogar unregelmäßig miteinander wechseln, so muß man doch wohl annehmen, daß es bloß verschiedene Erscheinungsweisen eines nach seinen Ursachen durchaus gleichen Vorgangs sind, welche teils von der Verschiedenheit der umgebenden Teile in den einzelnen Körperregionen, teils nur von gewissen Zufälligkeiten (unregelmäßige Krümmungen des Embryo innerhalb der Dotterhaut u. ä.) abhängen mögen.

Bis zum Afterdarm gelangt der Kopfnierengang erst im weiteren Verlauf der VII. Periode. Schon in der ganzen hinteren Rumpfpartie rückt er successiv gegen den oberen Rand der Seitenplatte oder die künftige Gekrösefalte vor; und daß er ganz hinten wirklich aus diesem Rande selbst entsteht, ersehe ich daraus, daß der letztere mit dem Afterdarm verschmolzen ist und ihn quer auszieht, bevor die Kanalbildung bis dorthin gelangt ist und der Kopfnierengang durch jenen aus dem Darm hervorgezogenen Flügel in denselben einmündet (Fig. 60). Auf diese Weise allein ist es verständlich, wie der Kopfnierengang, welcher im größten Teil seines Verlaufs außen auf der Seitenplatte lagert, am Afterdarm angelangt, sofort in ihn einmündet, ohne die Seitenplatte zu durchbrechen. Die Abschnürung dieser Mündungsstücke beider Kopfnierengänge vom Afterdarm geschieht erst in der Metamorphose, da schon RATHKE an erwachsenen Ammocoeten noch das ursprüngliche Verhalten antraf (Nr 36 S. 94).

Unmittelbar hinter der ursprünglichen Kopfniere führt der Kopfnierengang ebenfalls zahlreiche Windungen aus, welche darauf an die erstere heranrücken und mit ihr sich zu einem Knäuel vereinigen.

Noch muß hier erwähnt werden, daß dicht unter dem vorderen und dicht unter dem hinteren Ende der im Entstehen begriffenen Kopfniere je eine horizontale Verlötung des Visceral- und Parietalblattes sich entwickelt, welche die obere, die Kopfniere enthaltende Abteilung der Leibeshöhle von

ihrer unteren Abteilung wenigstens streckenweise trennen. Die darin scheinbar ausgesprochene Beziehung dieser Scheidewände zu der Kopfniere verliert sich aber sehr bald, indem dieselben in andere Bildungen hineinbezogen und durch die Zusammenziehung der Niere nach vorn hin ihrem Bereiche entrückt werden, worüber ich weiter unten das Nähere mitteilen werde.

Über die Entwicklung der Mittelnieren (Urnieren) habe ich leider keine Erfahrungen, da meine Larven das nötige Alter nicht erreichten.

Von M. SCHULTZE stammt die erste Nachricht über die Kopfniere der Petromyzonlarven; bekanntlich hat er aber ihren Bau völlig verkannt, so daß wir erst W. MÜLLER eine zutreffende Beschreibung derselben verdanken. Dagegen hat auch dieser Beobachter die eigentliche Entwicklung der Kopfniere nicht erkannt, sondern nur einige spätere Stadien derselben gesehen: einen Kanal mit einer runden Öffnung über dem Herzen, dann mit vier Öffnungen am Ende ebenso vieler frei in die Leibeshöhle hinabhängender Röhrchen, ferner einen nicht näher beschriebenen Glomerulus an der medialen Fläche jeder Kopfniere (Nr. 33 S. 30 u. fig.).

Erst SCOTT lieferte eine Entwicklungsgeschichte unseres Organs, welche aber leider keine einzige richtige Thatsache enthält. Nach ihm entsteht der Kopfnierengang früher als die Kopfniere und durchweg als solider Zellstrang, ohne jede Beziehung zur Leibeshöhle; nachdem er hohl geworden, wachsen aus seinem Vorderende metamere Ausstülpungen hervor und brechen in die Leibeshöhle durch (Nr. 18 S. 165—169). Den Glomerulus endlich zeichnet SCOTT als einen selbständig von der Gekrösewurzel entspringenden Schlauch (Nr. 18 Fig. 24). SHIPLEY scheint die Angaben SCOTTS über den Gang als richtig anzunehmen, verbessert aber diejenigen über die Kopfniere, welche er so wie bei den Amphibien, also im wesentlichen richtig entstehen läßt (Nr. 17 S. 344. 345).

In KUPFFERS vorläufiger Mitteilung heißt es über die Kopfniere: „Der Vornierengang ist exodermaler Herkunft, die drei Vornierenkanäle entstehen successive als kegelförmige Erhebungen des Parietalblattes gegen das Exoderm und vereinen sich mit der hohl werdenden Anlage des Ganges“ (Nr. 13 S. 75). Ohne mich in Vermutungen darüber einzulassen, wie K. zu diesen Angaben kam, kann ich sie nur für irrig erklären.

Da ich nur die Kopfniere von Petromyzon untersuchen konnte und über seine späteren Exkretionsorgane keine übereinstimmenden Angaben vorliegen (vgl. Nr. 2 S. 630), so will ich auch nur jene erstere zum Gegenstand einiger vergleichenden Betrachtungen machen.

Bekanntlich kommt die Kopfniere nur bei den Cyklostomen, Ganoiden, Teleostiern und den Amphibien vor und zwar in der Regel nur als larvale, vergängliche Bildung.¹ Da sie nun bei diesen verschiedenen Tieren eine große Übereinstimmung der Entstehung und des Baues zeigt und viel früher als die bleibenden Exkretionsorgane auftritt, so ist die Annahme gerechtfertigt, daß die Kopfniere ein altes und gemeinsames Erbteil jener Tiere von den gleichen Vorfahren her ist und erst im Verlauf der Stammesgeschichte zum larvalen Organ wurde (metaphorische Larvenbildung), um bei den

¹ Die Reste der Kopfniere bei den erwachsenen Cyklostomen sind jedenfalls keine funktionsfähigen Teile, da sie vom Ausführungsgang getrennt sind. Den erwachsenen Knochenfischen fehlen die Kopfnieren teils ganz, teils sind sie geweblich zurückgebildet (Nr. 2 S. 631, Nr. 42 S. 763).

übrigen Wirbeltieren ganz zu verschwinden, gerade so wie die lebenslänglichen Kiemen der niederen Vertebraten in larvale übergangen, ehe sie ganz verschwanden.

An diese recht einfache und natürliche allgemeine Schlußfolgerung läßt sich nun weiter die Frage anknüpfen, ob sich aus der Vergleichung der verschiedenen Kopfnieren miteinander irgend etwas über deren früheren Bau erschließen läßt.

Wie schon bemerkt, stimmen die Kopfnieren der Fische und der Amphibien in Bau und Entwicklung ganz wesentlich miteinander überein. Immerhin unterscheiden sie sich in einigen sekundären Erscheinungen, welche unsere Aufmerksamkeit verdienen. Zu allererst wurde die Entwicklung der Kopfniere der Teleostier durch ROSENBERG verfolgt (Nr. 37). Er liefs sie mit allen Teilen aus dem Parietalblatt und den Gefäßknäuel erst innerhalb des abgeschnürten Kanals entstehen. Ich zeigte später (Nr. 4 S. 826. 827), daß nur der Kanal mit seiner Mündung aus dem Parietalblatt, der Gefäßknäuel aber medianwärts davon aus der Gekrösewurzel hervorgeht, daß beide Anlagen anfangs noch der allgemeinen Leibeshöhle angehören und erst durch eine unter ihnen erfolgende sekundäre Verlötung des Visceral- und des Parietalblatts von jener Höhle abgeschlossen werden.¹ Infolge dessen besteht die Kopfniere der Teleostier und wahrscheinlich auch der Ganoiden (Nr. 2 II S. 633) 1. aus dem gewundenen Kanal und seiner Mündung, 2. dem gegenüberliegenden Glomerulus, 3. dem zwischen beiden befindlichen, von der übrigen Leibeshöhle abgeschnürten Abschnitt derselben, in welchen einerseits der Kanal mündet, anderseits der Glomerulus vorragt, so daß das Ganze die Bildung einer Bowmanschen Kapsel wiederholt.

Meine Untersuchungen an den Amphibien (Nr. 4 S. 819—828, Nr. 4a und 4b) ergeben alsdann, daß deren Kopfniere, abgesehen von der Dreizahl der Mündungen, ebenso entsteht wie bei den Teleostiern, ihr Abschluß von der übrigen Leibeshöhle aber nur sehr unvollkommen angelegt und sehr bald völlig zurückgebildet wird, so daß die Kopfnierenkanäle in die allgemeine Leibeshöhle münden und von dem Glomerulus getrennt bleiben. Dadurch waren gerade bei den Amphibien die ersten Wirbeltier-Nieren bekannt geworden, welche mit der Leibeshöhle direkt kommunizierten. Aber allerdings schienen sie diesen Zustand nur sekundär, durch die Rückbildung ihres Abschlusses von der Leibeshöhle zu erlangen, welcher dagegen bei den Teleostiern vollständig ausgeführt wird und erhalten bleibt.

Wenn man nun bei diesem Vergleich der Kopfniere der Teleostier und Amphibien noch weiter ins Auge faßt, daß es sich dabei um ein offenbar in stammesgeschichtlicher Rückbildung befindliches Organ handelt, welches bei den Amphibien weiter gediehen sein könnte, als bei den Fischen, so wird der Schluß ganz unabweislich scheinen, daß die vollständigere Bildung der Kopfniere bei den letzteren auch einen ursprünglicheren Zustand, ihre unvollständigere Bildung bei den Amphibien dagegen einen späteren, jüngeren Zustand ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung anzeigt.

Das, was ich endlich bei *Petromyzon* fand, könnte auf den ersten Blick das Gesagte nur zu bestätigen scheinen. Denn ihre Kopfniere stimmt, ausgenommen die röhrenförmig hervorgewachsenen Trichtermündungen und die ganz unwesentliche Lageverschiedenheit des Glomerulus², mit den Kopfnieren der Amphibien überein; insbesondere findet sich auch der, freilich noch weniger vollkommene Abschluß

¹ Diese Darstellung ist neuerdings durch ZIEGLER bestätigt worden (Nr. 43 S. 48).

² Die Lage dieses Glomerulus an der Innenseite der Kopfniere selbst, statt am Gekröse, ist wohl daraus zu erklären, daß das Gekröse von *Petromyzon* eine sehr rudimentäre Bildung ist.

des Organs gegen die Leibeshöhle wieder vor, dessen Spuren sich später ganz verlieren. Wir haben es also bei der Kopfniere ganz gewiß mit einem der zahlreichen Beispiele zu thun, in denen ein Organ sich bald vollständig, bald unvollständig rudimentär darstellt, woraufhin gewohnheitsgemäß der erstere Zustand als der ursprüngliche, der andere als der zurückgebildete angesprochen wird. Nun halte ich aber unsern Fall für ganz besonders geeignet, um darzuthun, wie voreilig solche Schlüsse sein können.

Das erste Bedenken ergibt sich aus dem Umstande, daß die Kopfniere, worauf schon SEDGWICK und BALFOUR aufmerksam machten (Nr. 2, II S. 655), ein eminent larvales Organ ist: sie funktioniert als einziges Exkretionsorgan in der Entwicklungszeit, um später vollständig zu Grunde zu gehen, sobald andere definitive Exkretionsorgane auftreten. Ist es daher wahrscheinlich, daß ihr Zustand gerade bei denjenigen Tieren ein weniger vollkommener, rudimentärer ist, welche sich durch ein ganz besonders ausgebildetes Larvenleben auszeichnen, wie die Amphibien und die Neunaugen, und umgekehrt bei den Tieren mit einem weniger vollkommenen Larvenleben, den Ganoiden und Teleostiern, sich auf der Höhe der Ausbildung erhält?

Zweitens besitzt gerade Petromyzon, welches anscheinend das stärkste Maß der bezeichneten Rückbildung aufweist, die röhrig ausgewachsenen Wimpertrichter, welche sehr wenig zu der Vorstellung passen, daß die Kopfniere früher von der Leibeshöhle abgeschlossen war. Andererseits entwickelt sich die Vorragung der Kopfniere in die Leibeshöhle und somit die Vorbedingung zur Herstellung jener Trichter bei Petromyzon so frühe (Fig. 110), daß es sehr unwahrscheinlich wird, daß die letzteren erst infolge einer Rückbildung der abgeschlossenen Kopfniere zu einem mit der Leibeshöhle unmittelbar kommunizierenden Organ jene ihre gegenwärtige Bildung erhielten. Im Hinblick auf die bekannten Analogien bei niederen Tieren wird man viel eher mit GEGENBAUR und FÜRBRINGER (Nr. 24) annehmen dürfen, daß die Wimpertrichterröhrchen von Petromyzon eine sehr alte und ursprüngliche Bildung sind und daher auch bei seinen Vorfahren frei in die Leibeshöhle ragten. Allerdings widerspräche dieser Annahme die Anwesenheit des rudimentären Abschlusses der Kopfniere von Petromyzon, sobald derselbe als Rest eines früher vollständigen Abschlusses gedeutet würde. Diese Deutung läßt sich aber trotz alles Scheins gar nicht rechtfertigen.

Die von mir beschriebenen Scheidewände unter dem Vorderende und dem Hinterende der Kopfniere von Petromyzon sind, wie der Vergleich mit den Amphibien und Teleostiern ergibt, unzweifelhaft Homologa des beschriebenen Abschlusses der Kopfniere gegen die Leibeshöhle. Ihr Verhalten bei Petromyzon widerspricht aber der Annahme, daß sie bei dessen Vorfahren dasselbe leisteten, wie gegenwärtig bei den Teleostiern, und daß sie daher bei Petromyzon wirkliche Rückbildungsprodukte sind. Denn erstens entstehen sie früher als die Kopfniere (Fig. 96. 97), gehen dann frühzeitig nähere Beziehungen zu anderen Organen als zu jener ein und erhalten sich dauernd in diesen Verbindungen, statt wie echte Rudimente zu verkümmern.

Die vordere Scheidewand stößt an die hinterste Kiementasche; indem diese sich rückwärts ausdehnt, verdrängt sie die Scheidewand oder wächst, wenn man will, in sie hinein. Denn die dicke Rückwand der Kiementasche liegt dann wirklich an der Stelle der Scheidewand und bildet daher eine breite Brücke zwischen Darm- und Leibeswand, welche einen oberen blinden Ausläufer der Leibeshöhle, in welchem nicht selten das Vorderende der Kopfniere zu sehen ist, von dem unteren blinden Vorderende des Perikardialraums trennt (Fig. 112. 136. 137).

Für *Petromyzon* ist dieser Vorgang von keiner ersichtlichen Bedeutung und nur deshalb beachtenswert, weil sich daraus seine völlige Indifferenz für die Kopfniere ergibt. Erst bei den Amphibien, wo die homologe Brücke zwischen der Leibeswand unterhalb der Kopfniere und der Lungenanlage ausgespannt ist, erreicht sie eine solche Länge, daß sie einen teilweisen Abschluß der Kopfnierenteile von der Leibeshöhle vorstellt, welcher aber erst bei den Knochenfischen vollständig erreicht wird.

Wie wenig endlich die hintere peritoneale Scheidewand von *Petromyzon* mit der Kopfniere zu thun hat, zeigt sich daraus, daß sie unter dem Hinterende der letzteren in eine Venenbrücke zwischen dem Sinus venosus und der Leibeswand verwandelt wird und als solche die Kopfniere selbst überdauert (Fig. 111. 113. 116).

Endlich gibt es bei *Petromyzon* noch andere ähnliche Peritonealbrücken, so z. B. seitlich neben der Leber (Fig. 111), welche völlig indifferent bleiben und sehr bald spurlos verschwinden, während sie bei den übrigen Wirbeltieren in einer dauernden Befestigung der Leber an die Leibeswand erhalten bleiben.

Dies führt aber zu der Vorstellung, daß alle aufgeführten Peritonealbrücken von *Petromyzon* ursprünglich indifferente Verlötungen der aneinandergepreßten Blätter der Seitenplatte waren, welche erst allmählich sich einer besonderen Aufgabe anpassen, wozu aber bei *Petromyzon* ein Abschluß der Kopfnierenteile von der Leibeshöhle nicht gehört: die hintere obere Brücke wird zu einer Venenbahn, die vordere gewinnt erst bei den Amphibien eine Ausdehnung, welche sie zu jenem Abschluß befähigt erscheinen läßt, wie er sich bei den Teleostiern thatsächlich einstellt.

Hiermit sind wir aber bereits zu dem Ergebnis gekommen, daß wenn wir bei *Petromyzon* gerade einen ursprünglichen Zustand der Kopfniere anerkennen, derjenige der Kopfniere der Teleostier sich ohne Schwierigkeiten von jenem ersteren ableiten läßt, sich also gerade als sekundäre Bildung erweist. Damit stimmt dann aufs beste, daß die Kopfniere der Teleostier, wie schon bemerkt wurde (S. 58), sich in ihrem Bau den übrigen Nierenbildungen der Wirbeltiere anschließt und sich merklich von denjenigen entfernt, welche wie die Kopfniere der Cyklostomen ihre Analoga bei niederen Tieren finden.

Aus allen diesen Überlegungen kann man folgende Endergebnisse über das Verhalten der Kopfniere zusammenstellen.

1. Die Kopfniere bestand bei den Vorfahren von *Petromyzon*, ebenso wie bei diesem selbst, aus frei in die Leibeshöhle hineinragenden Wimpertrichterröhrchen, welche sich wahrscheinlich nicht nach vorn zusammenschoben, sondern eine längere, vielleicht segmental angeordnete Reihe an dem gemeinsamen Ausführungsgang bildeten. Bei *Petromyzon* rückten die Wimpertrichter über dem Herzen zusammen, ohne sich im übrigen zu verändern. Der Glomerulus ist eine noch wenig differenzierte Bildung, deren physiologische Bedeutung angesichts der Mündung der Wimpertrichter in die Leibeshöhle nicht ganz klar ist.

Von den unter dem vorderen und dem hinteren Ende der Kopfnieren befindlichen queren Peritonealbrücken hat keine eine nähere Beziehung zu jenem Organ.

2. Bei den Ganoiden und Teleostiern, vielleicht auch schon bei ihren nächsten Vorfahren, verschwanden die freien Wimpertrichterröhrchen; die Kopfniere zog sich auf einen geknäuelten Kanal mit einer Mündung zusammen, welche nebst dem wohlentwickelten Glomerulus durch die vordere quere Peritonealbrücke von der Leibeshöhle abgeschlossen wird. Die Kopfniere gibt dadurch ihre ursprüng-

liche Bildung und Verbindung mit der Leibeshöhle völlig auf und erhält den Typus der sekundären Exkretionsorgane mit blindendigenden Nierenkanälchen und darin eingestülpten Gefäßknäueln. Die Kopfnieren dieser Fische stellt also nicht den ursprünglichen, sondern gerade den sekundären, völlig veränderten Zustand dieses ersten Exkretionsorgans der Vertebraten dar, während der ursprüngliche Zustand nur in der Kopfniere von *Petromyzon* erblickt werden kann.

3. An der Kopfniere der Amphibien sind die Kanäle und der Glomerulus ähnlich gebildet wie bei den Knochenfischen; nur kommt es bei ihnen bloß zu einem zeitlich und räumlich beschränkten Abschlufs jener Teile von der Leibeshöhle, welcher aber eine viel grössere Ähnlichkeit mit der indifferenten Peritonealbrücke von *Petromyzon* als mit der Schlußplatte der Kopfniere der Teleostier hat. Es ist daher die Annahme zurückzuweisen, daß die Kopfniere bei den Vorfahren der Amphibien ähnlich gebaut war wie bei den Ganoiden und Teleostiern, und vielmehr wahrscheinlich, daß sie direkt auf den ursprünglichen Typus dieses ersteren Exkretionsorgans zurückzuführen ist, wie ihn *Petromyzon* in kaum verändertem Zustande aufweist.

Aus dieser Untersuchung scheint aber mit großer Sicherheit zu folgen, daß die Kopfniere nur in ausgesprochen larvalen Formen in ihrem ursprünglichen Zustande fortzudauern vermochte (Larven der Cyklostomen und Amphibien); wo solche nur unvollkommen vorkommen oder ganz fehlen, ist sie entweder ganz verschwunden (Selachier, Amnioten) oder persistiert nur in einer abgeänderten Form, welche sich der sekundären Nierenbildung ganz außerordentlich nähert (Ganoiden, Teleostier).

Ich schliesse hieran noch eine allgemeine Bemerkung. Ist die Kopfniere in der That die älteste Nierenbildung der Wirbeltiere und in ihrer ursprünglichen Form gerade bei den Neunaugen erhalten, so wäre angesichts der noch immer einander widersprechenden Angaben über die Entwicklung des Kopf- oder Urnierengangs bei den verschiedenen Wirbeltieren auf die Befunde bei *Petromyzon* ein besonderer Nachdruck zu legen. Dort sehen wir einen und denselben Kopfnierengang teils durch Ausstülpung, teils als soliden Strang aus dem Parietalblatt entstehen; es kann daher auf diese Verschiedenheit kein Gewicht gelegt und dieselbe ebenso erklärt werden wie die verschiedene Entwicklung des Mesoderms (S. 48—51). Dagegen ist es schwer zu glauben, daß der mesodermale Ursprung des Kopf- oder Urnierengangs, welcher nach dem Gesagten für das Primäre zu halten ist, sich ebenso leicht in einen ektodermalen Ursprung bei weiter entwickelten Vertebraten verwandelt haben sollte. Es ist daher nicht überflüssig festzustellen, daß wer den letzteren Ursprung irgendwo annimmt, damit zugleich die eben bezeichnete höchst unwahrscheinliche Abstammung des ektodermalen Gangs von einem mesodermalen postuliert.

Das Herz.

Das Herz entsteht aus zwei Schichten, welche nach ihren späteren Schicksalen von Anfang an als das Endokardium und die Perikardialschicht bezeichnet werden können. Von diesen wird das Endokardium zuerst gebildet und zuerst selbständig.

In der III. und IV. Periode ist die Lebergrube gegen den Vorderdarm durch eine quere nach innen vorspringende solide Darmblattleiste abgegrenzt, unter welcher die Oberhaut noch ganz glatt

hinzieht (Fig. 6. 7). An dieser Stelle biegt aber darauf der sich verlängernde Vorderkörper von der relativ ruhenden Bauchseite ab, so daß zwischen beiden eine tiefe quere Einschnürung entsteht, in deren Grunde beide Schichten, Oberhaut und Darmblatt, gemeinsam eingefaltet sind (Fig. 8). Die vorhin genannte leistenförmige Verdickung des Darmblatts bildet alsdann die quere Kante der Darmblattfalte, in deren Bucht die Oberhaut sich fest einfügt. Im Anschluß daran steht die Bauchseite des Darmblattrohrs im ganzen Vorderdarm mit der Oberhaut in Berührung, während zu beiden Seiten sich die gespaltene Seitenplatte zwischen jene beiden Keimschichten eingeschoben hat (Fig. 95. 98).

Sobald aber während der fortdauernden Verlängerung des Vorderkörpers (V. VI. Periode) sich die Einschnürung zwischen ihm und der kugeligen hinteren Bauchhälfte zu einer offenen Bucht erweitert¹, beginnt die Darmblattfalte sich von der Oberhaut abzuheben (Fig. 9). Ihr vorderer Abhang oder der Boden des Vorderdarms wird bei der Verlängerung immer flacher und steigt nach hinten sehr gleichmäßig bis zum Rande der Lebergrube an; indem er sich dabei von der Oberhaut entsprechend entfernt, entsteht zwischen beiden der Herzraum, welcher hinten durch den steil abfallenden hintern Abhang der Darmblattfalte oder die Vorderwand der Lebergrube und mithin der Leberanlage selbst abgeschlossen wird.

Der Herzraum wird nun in dem Maße, als er sich erweitert, von der Herzanlage selbst eingenommen. Sobald die Erhebung der Darmblattfalte eben begonnen hat, finde ich an ihrem Vorderende das verdickte ventrale Darmblatt durch einen engen Spalt von der Oberhaut getrennt, während die unteren Ränder beider Seitenplatten noch weit auseinanderstehen (Fig. 95). Dicht dahinter hat sich das Darmblatt noch mehr gehoben und der Spalt merklich erweitert; dieser wird aber in der Medianebene von einer Leiste durchsetzt, welche als unmittelbare Fortsetzung des Vorderdarmbodens und der Vorderwand der Leber bei deren Abhebung von der Oberhaut zurückblieb (Fig. 96. 97); sie ist noch sehr kurz, vorn, wo sie in den verdickten Vorderdarmboden ausläuft, schmal, hinten vor der Leberanlage, namentlich an der Oberseite breiter, so daß sie im Querdurchschnitt keilförmig erscheint. Der von ihr in zwei Hälften geteilte Spaltraum besteht, wie gesagt, noch fort, obgleich der Rand der Seitenplatte gelegentlich schon in solchen Embryonen bis an die mediane Darmblattleiste vorrückt. Diese ist die Anlage des Endokardiums, dessen Herkunft vom Darmblatt in diesem ersten Stadium einem Zweifel nicht unterliegen kann.

In der vorgeschrittenen VI. Periode verengt sich der Vorderdarm während seiner andauernden Verlängerung auffallend von den Seiten her, so daß er statt des früheren kreisförmigen einen viel kleineren ovalen Querdurchschnitt aufweist und seine Außenseiten in fortlaufender Fläche auf die Anlage des Endokardiums übergehen (Fig. 98—102). Diese zeigt sich daher als ein kielförmiger Vorsprung des Vorderdarmbodens in seiner ganzen Breite. Gleichzeitig sind die Ränder der Seitenplatten vollends bis an das Endokardium vorgerückt und gelangen unter ihm beinahe schon zur Berührung, während es seitlich von den untersten Abschnitten des Visceralblatts, der künftigen Perikardialschicht, umschlossen wird.

Nach vorn, also in der künftigen Kiemengegend, verstreicht die Anlage des Endokardiums vollständig, wodurch zwischen dem Darmblatt, der Oberhaut und den noch getrennten Seitenplatten

¹ Diese Beschreibung bezieht sich auf Embryonen, welche, aus ihrer Dotterhaut befreit, ihre durch die bezeichnete Umbildung bedingte eigentliche Form zeigen. Innerhalb der Dotterhaut liegen sie, je später desto mehr, in wechselnden Lagen zusammengekrümmt.

die schon in der vorigen Periode entstandene Lücke noch deutlicher hervortritt. Nur selten zeigt sich im Anschluß an das Endokardium auch in der Kiemengegend ein niedriger ventraler Kiel des Vorderdarms, welcher aber bald verschwindet.

Mit den beschriebenen Bildungen ist die embryonale Anlage des Herzens in seinen Hauptteilen hergestellt, wenngleich dieselben noch mit den sie erzeugenden Schichten zusammenhängen. Das Endokardium stellt sich als ein annähernd dreikantiger, nach hinten stärker werdender, solider Zellstrang dar, welcher aus dem enterodermalen Boden des Vorderdarms nach unten hervortritt und rückwärts in die Vorderwand der Leber übergeht. Die Perikardialschicht ist dagegen paarig angelegt und besteht aus den untersten Abschnitten der beiden Visceralblätter, welche das Endokardium jederseits einfassen. Die Ablösung dieser Teile vom Darmblatt und der Seitenplatte erfolgt aber erst allmählich und ungleichmäßig.

Auch hierin geht das Endokardium voraus. Denn schon als grobzelliger solider Zellenstrang kann es stellenweise und namentlich an seinem hinteren Ende sich vom übrigen Darmblatt trennen (Fig. 101. 102). An solchen Stellen kann es dann, wenn man die vorausgehenden ersten Entwicklungsstadien des Endokardiums nicht kennt, allerdings zweifelhaft erscheinen, ob es nicht vielleicht von den anstoßenden Rändern der Seitenplatte, bez. vom Visceralblatte abstamme. Doch habe ich gelegentlich noch in späterer Zeit, wenn schon die Aushöhlung des Endokardiums beginnt, dasselbe in vollkommenem Zusammenhange mit dem Darmblatte gesehen (Fig. 103).

Die Aushöhlung des Endokardiums erfolgt durch Auseinanderweichen der Zellen des soliden Stranges, welche sich allmählich immer regelmässiger zu einer epithelialen Wand der Herzhöhle anordnen (Fig. 101—105. 110). Nachdem dieser endokardiale Herzschlauch im Anfang der VII. Periode sich vom Darmblatt durchweg getrennt hat, bleibt er ihm doch noch einige Zeit angelagert. Dies ist insbesondere an seinem Hinterende deutlich, weil dort das Endokardium jederseits mit einer flügel-förmigen Fortsetzung seines oberen Randes, welche schon in der frühesten Anlage sichtbar war, sich seitwärts am Darmblatt hin ausbreitet (Fig. 104. 105). Diese hinteren seitlichen Flügel des Endokardiums zeigen wahrscheinlich die frühzeitige Verbreiterung des hinteren Herzendes zum Sinus venosus und seinen Venenschenkeln an. Wie weit aber das Vorderende des endokardialen Schlauches reicht, habe ich nicht feststellen können; sicher scheint mir nur, daß er dort wenigstens den Anfang des Truncus arteriosus herstellt.

Während nun mit der Verlängerung des ganzen Vorderdarms auch der Herzschlauch sich streckt, umwachsen die Perikardialplatten das Endokardium vollständig, indem sie über ihm mit dem Visceralblatt des Darms, unter ihm mit dem Parietalblatt jederseits eine Falte bilden, von denen die beiden oberen zwischen dem Darmblatt und dem Endokardium, die unteren zwischen diesem und der Oberhaut einander entgegen- und zuletzt zusammenwachsen (Fig. 110). So ist der Herzschlauch eine kurze Zeit durch zwei perikardiale Gekröse oben an den Darm, unten an die Leibeswand befestigt. Nach Durchbruch dieser Gekröse liegt der Herzschlauch frei in der ihn umgebenden Leibeshöhle; sein Vorderende, der Truncus arteriosus, ist in die solide Bauchwand der Kiemengegend eingesenkt (Fig. 112), sein venöses Hinterende hängt aber mit der Leberanlage zusammen, indem die Perikardialschicht dort, wo der endokardiale Schlauch an der Vorderwand der Leberanlage aufhört, sich seitwärts auf dieselbe hinüberschlägt, um deren Bauchfellüberzug zu bilden (Fig. 12). Daher stellt also die Leber anfangs thatsächlich eine Hinterwand des Herzschlauches vor. Dies ändert sich

erst dadurch, daß die Falte, in welcher das Perikardium und das Bauchfell der Leber zusammenhängen, von unten und von beiden Seiten zwischen beide Organe eindringt, die Vorderwand der Leber vom Bauchfell überzogen freilegt und das hintere Herzendé bis zu dem Winkel abschnürt, welchen der Vorderdarm und die Leberanlage bilden (Fig. 135). Dort wird der künftige Sinus venosus des Herzens flach und breit und divergiert auf der darunter verwachsenden Leber in zwei rückwärts gerichtete Schenkel (Fig. 115).

Frühe buchtet sich die Mitte des Herzschlauches nach rechts aus; eine hinter dieser Ausbuchtung auftretende Einschnürung scheidet die davor liegende nach rechts gewandte Kammer von der nach links hinneigenden Vorkammer (Fig. 138). Zwischen dieser und der linken Hälfte des Sinus venosus entsteht eine tiefe Einschnürung, so daß die Höhle der Vorkammer schräg von links nach rechts gegen die rechte Hälfte des Sinus und den rechten Venenschenkel gerichtet und geöffnet ist. Auch an der künftigen Grenze der Kammer und des Truncus arteriosus ist eine leichte äußere Einschnürung zu erkennen.

An der Innenseite der beiden die Kammer begrenzenden Einschnürungen entsteht je ein Klappenpaar dadurch, daß beide Schichten vom Grunde der Einschnürung aus teils faltenförmig, teils leistenförmig in die Herzhöhle vorwachsen (Fig. 135—140).

Über die Gewebsbildung in dem embryonalen Herzen habe ich nicht vieles beobachten können; dieses wenige scheint mir aber doch bemerkenswert. Beide embryonalen Herzsichten bleiben längere Zeit so vollständig getrennt, daß sie an manchen Stellen einen breiten Zwischenraum zwischen sich frei lassen (Fig. 118, 135—137). Dann verlieren zuerst die Zellen des Endokardiums ihren embryonalen Charakter; indem ihre Dottersubstanz verschwindet, werden sie so platt, daß auf Durchschnitten die Kerne stark vorspringen, und die zarten Zellenleiber fadenförmig erscheinen (Fig. 134). Wenn sich dann dieses Plattenepithel der Perikardialschicht dicht anlegt, kann es leicht übersehen werden.

Die Zellen der Perikardialschicht verändern sich viel langsamer und bleiben längere Zeit dick und dotterhaltig. Während der Ausdehnung der ganzen Herzwand werden auch sie etwas dünner, bleiben aber immer durchschnittlich 2—3 mal dicker als ihre Kerne. Sobald ihre Dotterkörner zu schmelzen beginnen, wird die Perikardialschicht an beiden Flächen uneben; der innere Kontur ihres Durchschnitts wird wellig, außen treten in ganz unregelmäßigen Abständen Buckel hervor. Die unterhalb dieser Buckel liegende Hauptmasse ist dann außerordentlich klar, von einzelnen Dotterkörnern und sehr blassen Kernen unregelmäßig durchsetzt und ohne wahrnehmbare Zellengrenzen, so daß sie wie ein fortlaufendes Band aussieht (Fig. 134).

Das Protoplasma der äußeren Buckel ist weniger klar, und da sie je einen leicht färbbaren Kern enthalten, gleichen sie durchaus den beschriebenen Plattenzellen des Endokardiums. Anfangs sind diese Buckel bloße Vorragen der ursprünglichen Zellen; sobald sie aber stärker vorragen, erkennt man eine immer schärfer werdende, gerade verlaufende Grenze zwischen ihnen und der unter ihnen liegenden klaren und noch dotterhaltigen Hauptmasse. Mit einem Wort: sie lösen sich allmählich als flache, nur über den Kernen vorragende Zellen von jener Hauptmasse ab. Ich habe mich aber nicht überzeugen können, daß sie dies in einer zusammenhängenden Schicht ausführen; nach den mir vorliegenden Bildern muß ich vielmehr annehmen, daß sie entsprechend ihrer unregelmäßigen Verteilung über der Grundschicht sich bald einzeln, bald in kleinen Gruppen absondern.

In der Folge vereinigen sie sich aber, offenbar unter Vermehrung durch Teilung zu einer zusammenhängenden Schicht und bilden das Perikardialepithel des Herzens; die von ihnen überzogene Hauptmasse der ursprünglichen Perikardialschicht wird zur Grundlage für die Muskulatur des Herzens.

Über die Entwicklung des Herzens von *Petromyzon* liegen mir zwei, wesentlich übereinstimmende Mitteilungen vor. Nach SHIPLEY bildet das Visceralblatt unter dem Vorderdarm ein Gekröse, dessen Blätter auseinanderweichen und so die Herzhöhle herstellen. Die zuerst nur aus dem Visceralblatt bestehende Herzwand spaltet sich darauf in die zwei Schichten des Endokardiums und des Perikardiums (Nr. 17 S. 335. 339. 340). OWSJANNIKOW schildert die Herzbildung neuerdings ebenso und betont insbesondere, daß entgegen meiner inzwischen erschienenen vorläufigen Mitteilung (Nr. 8a), das Visceralblatt allein das ganze Herz bilde, das Endokardium sich als Epithel von dessen Innenfläche sondere, also von Anfang an röhrenförmig und folglich die ursprüngliche Lücke zwischen beiden Visceralblättern die Herzhöhle selbst sei (Nr. 34).

Beide Darstellungen beweisen mir auf das deutlichste, daß die genannten Forscher die ersten von mir beschriebenen Stadien der Herzbildung und namentlich die solide Anlage des Endokardiums nicht gekannt haben und erst von späteren Stadien ausgingen. OWSJANNIKOW bestätigt dies ganz bestimmt durch die Zeitangabe, daß die von ihm beobachtete jüngste Herzanlage sich zeige, wenn die Leibeshöhle dort weit offen und die Kopfnieren vom Parietalblatt überzogen, also von ihm abgelöst ist (Nr. 34 S. 9). Die aus diesen unvollständigen Beobachtungen gezogenen Schlüsse kann ich daher nur als irrige bezeichnen.

Für die Richtigkeit meiner eigenen Beobachtungen darf ich aber noch anführen, daß ich bekanntlich bei den Amphibien ganz ähnliche Befunde erhielt (Nr. 4 S. 745 u. flg.). Freilich hat die meines Wissens einzige Nachuntersuchung dieses Gegenstandes durch RABL nur eine bedingte Bestätigung meiner Angaben gebracht (Nr. 35 S. 258). Durch meine gegenwärtigen Beobachtungen an *Petromyzon* dürfte aber jeder Zweifel daran, daß das Endokardium der Amphibien und Neunaugen aus dem Darmblatt herrühre, beseitigt sein. — In welcher Weise die abweichenden Beobachtungen über die Herzbildung bei anderen Vertebraten damit in Einklang zu bringen sind, mag ich in Ermangelung wiederholter eigener Untersuchungen nicht erörtern. Ich konstatiere bloß, daß die Abstammung des Endokardiums nirgends mit gleicher Bestimmtheit nachgewiesen ist, wie es hier für die Neunaugen geschah.

Noch bliebe hier ein Wort über die Gewebsbildung in der embryonalen Herzanlage zu sagen. Daß die Muskulatur des Herzens von seiner embryonalen Perikardialschicht abstammt, wird ja schon längst allseitig angenommen. Indem ich dies auch für die Neunaugen bestätige, muß ich aber noch hinzufügen, daß dies nicht so aufgefaßt werden dürfe, als sei die Perikardialschicht eine ursprünglich epitheliale Anlage, von welcher sich einzelne Zellen oder eine zusammenhängende Zellschicht ablösen, um die Herzmuskulatur zu bilden. Auf Grund der beschriebenen Befunde muß ich vielmehr behaupten, daß die ursprüngliche Perikardialschicht des Herzens im Zusammenhange und in ihrer Hauptmasse sich in die Herzmuskulatur verwandelt, und daß das Perikardialepithel erst während dieser Umbildung aus einzelnen Zellen und Zellengruppen als eine Neubildung auf der Oberfläche der Muskelschicht entsteht. Daher ist die Perikardialschicht des Herzens ganz eigentlich

eine Muskelschicht, das Perikardialepithel eine sekundäre Neubildung an deren Oberfläche.

Das was ich am Visceralblatt des Darms sah, läßt die gleiche Auffassung auch für dieses zu (S. 52). Aber auch wenn wir uns auf die Befunde an der Perikardialschicht beschränken, zwingen uns schon diese zu einigen nicht unwichtigen Folgerungen. In meiner Entwicklungsgeschichte der Unke habe ich sehr ausführlich die Auffassung bekämpft, daß die allgemeine Gewebsbildung irgendwie direkt auf die Keimschichtung bezogen werden könne, so zwar, daß das Ektoderm und das Darmblatt allein als eigentliche Epithelbildner anzusehen seien, das Mesoderm aber nicht, und daß folglich die epithelartigen Bildungen des letzteren den echten Epithelien entgegensetzen seien (Nr. 4 S. 550 u. flg.). Ein Hauptargument dagegen bleiben die von der Seitenplatte abzuleitenden Nierenbildungen. Dies darf aber nun nicht etwa zu der Vorstellung verleiten, daß die Seitenplatte im ganzen Bereich der Leibeshöhle eine Epithelbildung sei. Denn während ihre nierenbildenden Abschnitte allerdings und ganz direkt in bleibende Epithelien übergehen, zeigt ihre ununterbrochene Fortsetzung im Visceralblatte ein ganz anderes histiogenetisches Verhalten: die Embryonalzellen der Perikardialschicht bilden zunächst die Grundlage einer Muskelschicht, an deren Oberfläche erst das Epithel als eine sekundäre Neubildung entsteht. Die vollkommen zusammenhängende und gleichartige embryonale Auskleidung der Leibeshöhle verhält sich folglich in einem Teil genau so wie eine Epithelanlage (Nieren), in einem andern aber (Perikardialschicht) so wie ein solider Mesodermabschnitt, wie z. B. die Mesomeren, aus welchen nach den Muskeln u. a. auch das Endothel zahlreicher Gefäße hervorgeht.

Es gibt vielleicht keine Thatsache, welche jene Auffassung von der besonderen histiogenetischen Bedeutung ganzer allgemeiner Embryonalanlagen auffälliger widerlegt, als die beschriebene Gewebsbildung der Seitenplatte.

Die Bildung des Bluts.

Das erste Blut entsteht an der Unterseite des Mitteldarms, unmittelbar hinter der Leberanlage und weiter rückwärts. Dort berührt das Darmblatt noch im Anfang der VII. Periode die Oberhaut, während die dünnen Ränder der Seitenplatten die Bauchseite z. T. noch nicht erreichen. Dieses zwischen ihnen nach unten vortretende Stück des Darmblatts ist die Anlage der Blutzellen. Seine oberflächlichen Zellen zerfallen durch rasche Teilungen in kleine, aber grobkernige kugelige Zellen, welche ebenso schnell durch die Auflösung ihrer Dotterkörner protoplasmatisch werden und durch Auseinanderrücken unregelmäßige Lücken zwischen sich frei lassen (Fig. 113. 114. 131. 132).

Daß diese embryonalen Blutzellen wirklich aus dem Darmblatt stammen, ergibt sich einmal daraus, daß ihre Masse anfangs noch ununterbrochen mit der Auskleidung des Urdarms zusammenhängt und sich erst allmählich von derselben löst, und ferner daraus, daß die Ränder der Seitenplatte dort stets zugespitzt mit abgeplatteten Zellen auslaufen, von denen die Blutzellen gar nicht abgeleitet werden könnten. Außerdem nimmt die hinter der Leber noch ganz niedrige Anlage der Blutmasse rückwärts an Höhe zu, während die Seitenplatten in demselben Maße sich nach oben zurückziehen.

SHIPLEY, welcher diese ventrale Blutmasse auf Zellen zurückführt, die sich von den Rändern der Seitenplatten abgelöst hätten (Nr. 17 S. 340. 363), hat offenbar die ersten Stadien der Blutbildung nicht gekannt. Sonst hätte ihm nicht entgehen können, daß jene Masse anfangs gar nicht frei zwischen Darmblatt und Oberhaut liegt, sondern aus einer unmittelbaren Fortsetzung des ersteren hervorgeht.

Die geschilderte Blutzellenmasse löst sich, wie bemerkt, weder plötzlich noch gleichzeitig in ihrer ganzen Länge vom übrigen Darmblatt ab, sondern beginnt damit in der Mitte und setzt alsdann die Ablösung nach vorn und besonders weit nach hinten fort. Nachdem eine scharfe Grenze zwischen beiden Teilen entstanden ist, zeigt die Blutzellenmasse einen bikonvexen, linsenförmigen Durchschnitt und das Darmblatt folglich eine muldenförmige Vertiefung ihrer Unterseite, welche sich erst in späterer Zeit verliert.

Diese Blutbildung nimmt ihren Anfang, nachdem das Herz bereits angelegt ist; und erst nachdem das Blut in das letztere eingetreten ist (s. den letzten Abschnitt), erscheinen die Blutkörperchen in den übrigen, hohl angelegten Gefäßen. Ich muß daher eine Entstehung von Blutzellen im Innern der dorsalen Stammgefäße, in der Form von soliden Anlagen der letzteren, für die Neunaugen ganz bestimmt in Abrede stellen. Dagegen ist ihre Blutzellenbildung durchaus nicht auf die Bauchseite des Darmblatts beschränkt, sondern erstreckt sich hinter der Leber auch auf seine Seiten. Dort hebt sich das Visceralblatt etwas von ihm ab, worauf die aus dem Darmblatt sich einzeln herauslösenden, zur Blutbildung bestimmten Zellen ihm ein völlig korrodiertes Ansehen verleihen. Dasselbe fand ich im hintersten Abschnitt des Urdarms, und zudem sah ich dort einmal einen mit embryonalen Blutzellen gefüllten unregelmäßigen Kanal das Darmblatt quer durchsetzen, so daß ich nicht zweifle, daß das Blut der Neunaugen genau so wie ich es für die Amphibien beschrieb (Nr. 4 S. 538. 787), nicht nur an der Außenseite des Darmblatts, sondern stellenweise auch in seinem Innern entsteht. Überhaupt muß ich für die Blutbildung ebenso wie für die Herzbildung die volle Übereinstimmung beider Gruppen betonen, woran mich die anderslautenden Befunde über die Blutbildung anderer Vertebraten in keiner Weise irre machen können.

Ich denke hier namentlich an die neuesten Untersuchungen über die Blutbildung bei Knochenfischen (WENCKEBACH, ZIEGLER Nr. 44), durch welche festgestellt ist, daß bei einigen dieser Tiere das Blut als Inhalt der Stammvenen allein, oder dieser und der Aorta entsteht, also mesodermalen Ursprungs ist, während allerdings für andere Knochenfische dieselbe Entstehung in Abrede gestellt werden mußte (Nr. 44 S. 654). Schon diese Verschiedenheit innerhalb derselben Vertebratengruppe, ferner die Überlegung, daß das Blut überhaupt nicht zu den morphologischen Bildungen, sondern zu den allgemeinen Geweben gehört und gerade zu dem im ganzen Körper verbreiteten interstitiellen Bildungsgewebe die nächsten Beziehungen hat, befürworten die Annahme, daß es sich bei den widersprechenden Angaben über die Blutbildung verschiedener Wirbeltiere, von etwaigen Irrtümern natürlich abgesehen, ganz wohl um wirkliche Verschiedenheiten handeln könnte, deren Gegensätze daher nicht durch den Ausschluß der einen oder der andern Ansicht, sondern nur dadurch auszugleichen sind, daß man die Übergänge von der einen zu der andern Art der Blutbildung auffindet.

Andererseits glaube ich aber allerdings darin, was ich davon bei den Neunaugen und Amphibien antraf und beschrieb, den ursprünglichen Typus dieses Entwicklungsorgans erblicken zu dürfen, eben weil diese Wirbeltiere nicht nur in ihrer ganzen Embryonalentwicklung, sondern namentlich in dem

Verhalten der mit der Blutbildung am innigsten zusammenhängenden Teile, dem Darmblatt und dem embryonalen Gefäßnetz, wie aus den beiden folgenden Abschnitten ersichtlich sein wird, die primitivste Stufe der Wirbeltierbildung erkennen lassen. Unter diesen Umständen begnüge ich mich hier mit dem Nachweise, daß auf dieser Stufe das Blut seinen Ursprung aus dem Darmblatte nimmt, und überlasse es ferneren Untersuchungen festzustellen, ob und wie dieser Ursprung sich bei andern Vertebraten in das interstitielle Bildungsgewebe vorschob.

Der Darm.

Die eigentliche ursprüngliche Anlage des ganzen Darmkanals besteht in dem vom Darmblatt hergestellten Urdarm. Er ist in der II. Periode kugelig; seine mehr breite als hohe, nicht ganz formbeständige Höhle verläuft vom Prostoma aus dicht unter der dorsalen Fläche, also ungefähr halbkreisförmig bis zum entgegengesetzten Kopfende, wo sie blind endet (Fig. 5). Sie hat also zunächst eine dünne Decke und einen dicken, annähernd kugeligen Boden.

In der III. Periode erweitert sich das blinde Ende des Urdarms und wird durch eine, von vorn und unten her einspringende quere Darmblattleiste (S. 62) in zwei Buchten geschieden: in der geraden Verlängerung des dorsalen Verlaufs des Urdarms befindet sich unter dem Vorderende der Medullarleiste oder dem Hirn die Vorderdarmbucht, bauchwärts davon die Leberbucht (Fig. 6). In der IV. Periode dehnt sich die Urdarmhöhle bis zu $\frac{3}{4}$ des Umfangs der dicken ventralen Darmblattmasse über diese aus (Fig. 7); während der V. Periode endlich beginnt das Vorderende der ganzen embryonalen Rückenseite nebst der Vorderdarmbucht frei hervorzuwachsen, wodurch dieser schlanke Vorderkörper von dem noch immer kugeligen Hinterkörper sehr deutlich gesondert wird (Fig. 8). Die Leberbucht bezeichnet die ventrale Grenze zwischen beiden. Bei diesem Vorwachsen des hakenförmig nach unten gebogenen Vorderkörpers rücken die nötigen Zellenmassen aus den Embryonalschichten des Hinterkörpers in ihre vorderen Fortsetzungen und dehnen sich diese anderseits in die Länge aus, während ihr Querdurchschnitt abnimmt (S. 62).

Auf diese Weise erreicht der Vorderdarm schon im Verlauf der VI. Periode eine ansehnliche Länge (Fig. 9). Gleichzeitig sondert er sich in zwei Hälften: die vordere bleibt weit und buchtet sich bereits zu den ersten Kiementaschen aus — Kiemendarm, die hintere, über dem Herzen bis zur Leberbucht hinziehende Hälfte verengt sich dagegen andauernd und wird zur Speiseröhre.¹ An der Leberbucht beginnt der mächtige Mitteldarm, welcher bis zur Einmündung der Kopfnierengänge reicht, während das von da ab zum After hinuntergebogene Endstück den Afterdarm darstellt.

Während der Urdarm sich in diese Abschnitte sondert, wird er vom Visceralblatt umkleidet (S. 52) und dadurch die Anlage des definitiven Darmkanals vollendet.

¹ Dieser Darmabschnitt von *Petromyzon* entspricht nach seinen Grenzen, zwischen dem Kiemendarm und der Lebergegend, eigentlich der Speiseröhre und dem Magen anderer Vertebraten. Ich nenne ihn aber gleich SHIPLEY (Nr. 17 S. 351) „Speiseröhre“, weil er nach seinem Bau weit eher einer solchen als einem Magen gleicht und der letztere nicht einmal bei den übrigen, geologisch jüngeren Fischen durchweg entwickelt ist.

Der Kiemendarm soll hier nicht besprochen werden, da ich ihn in Verbindung mit dem ganzen Kopf zu behandeln gedenke. Nur eine einzelne Bemerkung über die letzte Kiementasche wird im letzten Abschnitt dieses ersten Teils meiner Untersuchungen ihren Platz finden. Auch von der Speiseröhre bleibt nur wenig zu sagen. Wie schon bemerkt (S. 52), erhält sich ihr kurzes Gekröse bis gegen den Mitteldarm dauernd. Ihr Lumen verengt sich in der VII. Periode zuerst sehr bedeutend (Fig. 103. 110. 115), um sich alsdann wieder zu erweitern. Dabei verliert das Epithel der Speiseröhre die glatte Oberfläche. SCHNEIDER (Nr. 39 S. 89) erwähnt 3 Längsfalten dieses Darmabschnitts. Ich finde aber an seinem Vorderende 5 aneinanderstossende Längsrinnen, so daß der Durchschnitt die Gestalt einer fünfblättrigen Rosette hat (Holzschn. S. 88). Weiter rückwärts entsteht daraus eine dreiblättrige Rosette, welche allmählich in ein Dreieck mit geraden oder wenig ausgeschweiften Seiten übergeht, wie es SCHNEIDER sah (Fig. 128). Eine Seite dieses Dreiecks bildet regelmässig die horizontale Decke des Octophagus; über ihr ist die Außenfläche des Darmblatts etwas eingebuchtet und von einer entsprechenden Verdickung des Visceralblatts ausgefüllt. Durch dieses Merkmal der ursprünglichen Oberseite der Speiseröhre läßt sich nachweisen, daß ihr hinteres Ende der noch zu beschreibenden Linksdrehung des Mitteldarms bis zu einem gewissen Mas sich anschliet.

Der subchordale Darmblattstrang (Achsenstrang des Darmblatts, Subchordalstrang), welchen ich bei Amphibien und Teleostiern entdeckte, und der seither auch bei Selachiern und Ganoiden gefunden wurde, kommt auch bei Petromyzon vor, ist aber dort von keinem längeren Bestand als bei den erstgenannten Vertebraten. Im Gegenteil scheint er mir bei Petromyzon früher zu atrophieren und zu verschwinden, als bei den Amphibien. Er entsteht aus einigen unter der Chorda plattgedrückten Zellen des Darmblatts (Fig. 56—60. 95. 96), welche sich erst nach ihrer Ablösung von letzterem zu einem cylindrischen Strang vereinigen (Fig. 103—107); dieser wird endlich zwischen Chorda und Aorta wiederum stark abgeplattet, ehe er verschwindet (Fig. 112—119).

Der Mitteldarm.

Er beginnt mit der Leberbucht, deren Höhle so tief hinunterreicht, daß das Darmblatt an ihrem Boden nicht dicker ist als an den Seiten und der Decke (Fig. 9—12. 113. 114). Gleich dahinter zieht sich die Höhle des Mitteldarms dorsalwärts zu einem sehr engen, cylindrischen Kanal zusammen, welcher in der VI. Periode in der stärksten Krümmung um die kugelige ventrale Darmblattmasse verläuft.

Während der darauf folgenden Streckung des ganzen Embryo vollzieht sich eine entsprechende Umlagerung der Darmblattmasse des Mitteldarms. Sie geht dabei aus der kugeligen Gestalt in diejenige eines langgestreckten Cylinders über, welcher sich fortdauernd verlängert und bis zur Herstellung seiner definitiven Lichtung auch verschmälert. Da diese Formveränderung wesentlich auf einer Verschiebung der Darmblattmasse beruht, erkennt man an Mediandurchschnitten deshalb weniger gut, weil dabei die ansehnliche Verschmälerung des Mitteldarms weniger vollkommen zur Anschauung kommt. Thatsächlich nimmt aber sein Volumen trotz der bedeutenden Verlängerung nur in dem Mae zu, als die Dotterschmelzung das Protoplasma der Zellen vermehrt und die inneren Höhlungen des Darms sich vergrößern. Zur Veranschaulichung dessen diene der Vergleich der Fig. 56—68 und die folgende Tabelle.

Mitteldarm in Verhältniszahlen.

	<i>Beschaffenheit</i>	<i>Länge</i>	<i>Mittlere Höhe</i>
a	Darm solid	220	35
b	Beginn der Lücken	240	30
c	Zunahme der Lücken (Fig. 12)	308	28
d	Unregelmäßiges Lumen	320	26
e	Regelmäßiges Lumen	395	17

Während dieser äußeren Umbildung erfährt der Mitteldarm auch im Innern eine sehr wichtige Veränderung: es schwindet seine ursprüngliche Lichtung und wird durch eine neue ersetzt.

Schon bei SCOTT findet sich die Bemerkung, daß die zusammengedrückte Darmhöhle im mittleren Teile des Körpers verschwinde (Nr. 18 S. 140); und SHIPLEY hatte unrecht dies zu leugnen (Nr. 17 S. 331). Aber allerdings erschöpft jene kurze Bemerkung SCOTTS nicht entfernt die ganze Metamorphose des Mitteldarms. Erstens bezieht sich der Schwund auf den ganzen Mitteldarm von der Leberbucht bis nahe zum Afterdarm; zweitens erfährt er teilweise schon vorher sehr merkwürdige Lageveränderungen, und endlich bildet sich gleichzeitig neben der schwindenden ersten Darmhöhle die sekundäre.

Schon im Anfange der VII. Periode und ziemlich lange bevor das primäre Darmlumen wirklich schwindet, treten im soliden ventralen Teil der Darmblattmasse des Mitteldarms eigentümliche Lücken auf. Zuerst entwickelt sich ein ziemlich weiter Gang, welcher vom Grunde der Leberbucht aus in den untern Teil jener Masse eindringt, um sich dort unregelmäßig zu verzweigen (Fig. 10. 11. 131. 132). Dieser Gang entsteht unzweifelhaft durch ein Auseinandertreten der Darmblattzellen und nicht durch eine Auflösung von solchen; denn er geht immer von der Leberbucht aus, erscheint zuerst nur wie eine Erweiterung derselben mit glatten Wänden und läuft erst weiter hinten in Spalten aus, welche einen viel kleineren Durchmesser haben, als die umgebenden Darmblattzellen. Endlich finde ich in allen diesen Lücken keine Reste aufgelöster Zellen. Dies alles sind Erscheinungen, welche mit der Vorstellung nicht übereinstimmen, daß jene Lücken durch eine Auflösung des „Dotters“ entstanden, wie es SHIPLEY annimmt (Nr. 17 S. 351), und mit ihm offenbar alle Beobachter, welche von einem „Nahrungsdotter“ der Neunaugen sprechen (S. 7. 16).

Hinter den Ausläufern des beschriebenen Ganges entwickeln sich darauf einzelne isolierte Spalträume in der Darmblattmasse, ganz ähnlich jenen Ausläufern (Fig. 11. 12). Auch sie erscheinen zuerst als unregelmäßige intercelluläre Lücken, welche sich allmählich erweitern und vielfach mit einander zu größeren Zwischenräumen zwischen den Zellen zusammenfließen (Fig. 63). Auf diese Weise wird der ganze Zusammenhang des soliden Darmblatts im Innern gelockert, während die peripherische Schicht fester zusammenhängt. Dagegen strecken sich die Zellen der letzteren und werden keilförmig, mit den Basen nach außen, mit ihren dünnen und selbst spitzen Enden nach innen gerichtet (Fig. 64. 69). Zwischen diese Enden drängen sich erst einzelne, dann immer mehr von den lockergefügten inneren Zellen ein, so daß allmählich alle Lücken im Zentrum der Masse zu einer unregelmäßig strahligen, ansehnlichen Lichtung zusammenfließen (Fig. 67. 68). Zuletzt ordnen sich die zwischeneinandergekeilten Zellen in der Wand dieser Höhlung zu einer regelmäßigen Cylinder-

zellenschicht an, welche alsdann ein großes, im Querschnitt kreisförmiges Lumen umschließt — die bleibende Darmhöhle (Fig. 70. 127. Holzschn. S. 72, 4).

Dieser Erfolg wird am Vorderende des Mitteldarms, wo die Aushöhlung von der Leberbucht ausging, zuerst erreicht; dann schreitet die Vollendung der bleibenden Darmhöhle nach hinten fort, bis die letztere in das Hinterende des verschmälerten Mitteldarms durchbricht.

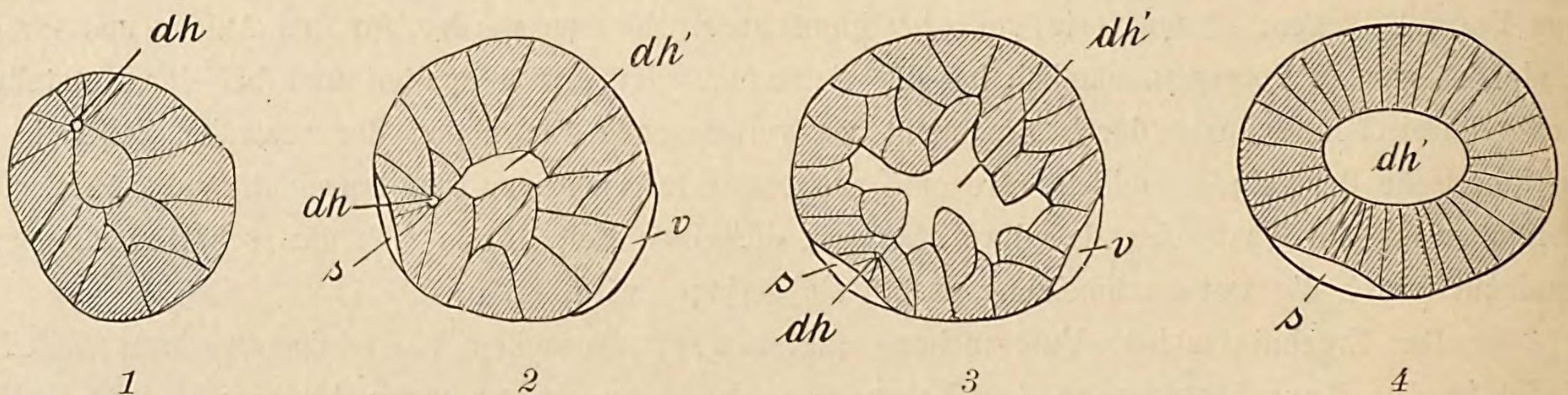
Sobald die dicke ventrale Darmblattmasse durch die fortgeschrittene Lückenbildung in der beschriebenen Weise stark gelockert ist, erscheinen einzelne Zellen an der Wand der größeren Lücken undeutlich begrenzt, wie zerrissen, und in den Lichtungen finden sich auch gelegentlich zerstreute Dotterkörner. Ich will von der Möglichkeit ganz absehen, daß es sich dabei um Verletzungen des außerordentlich lockeren Gewebes bei der Präparation handeln könne, und gern zugestehen, daß solche Befunde auf eine natürliche Auflösung einzelner Zellen zu beziehen seien. Diese kann aber nach meinen Beobachtungen nur eine ganz beschränkte und für die Höhlenbildung von keinem Belang sein. Denn 1. fehlen die direkten Zeichen eines größeren Umfangs jener Auflösung von Darmblattzellen; 2. muß sie ganz bestimmt ausgeschlossen werden für den Anfang und für das Ende des ganzen Vorgangs, nämlich bei der Entstehung der ersten Spalten und bei der Herstellung des cylindrischen Lumens durch die nicht zu verkennende Einreihung der zentralen Zellen in die periphere Schicht; 3. endlich wäre eine nennenswerte Auflösung von Darmblattzellen nicht recht vereinbar mit der Tatsache, daß ihre Masse in derselben Zeit, soweit sich dies schätzen läßt, eher zunimmt (durch die Dotterschmelzung, S. 69) als geringer wird.

Das Ergebnis meiner Untersuchung lautet also: abgesehen von einigen verlorenen Zellen, findet in der Darmblattmasse der Neunaugen keine nennenswerte Auflösung von Zellen und folglich keine Auslösung eines Nahrungsdotters statt; die bleibende Höhle des Mitteldarms entsteht vielmehr nur durch Auseinandertreten der Zellen. Auch liegt meines Erachtens eine genügende Erklärung dieser Zellenbewegungen sehr nahe; denn die schon häufig erwähnte greifbare Umbildung des ganzen Urdarms aus der anfänglichen Kugelform zum langgezogenen Cylinder, welche ja mit der Entwicklung der sekundären Darmhöhle Hand in Hand geht, beruht eben auf einer ganz außerordentlichen Zellenverschiebung, welche ohne eine merkliche Auflockerung der anfangs kompakten Zellenmasse gar nicht verständlich wäre.

Während dieses Prozesses ist die primäre (Urdarm-) Höhle des Mitteldarms verschwunden. An seinem Vorderende geschieht dies zuerst und zwar teils dadurch, daß sie in das Lückensystem hineingezogen wird, teils dadurch, daß die andrängenden Zellen sie zum Schwunde bringen. In der hintern Hälfte des Mitteldarms erhält sich seine primäre Lichtung dagegen viel länger und noch zu einer Zeit, wann die sekundäre Lichtung beinahe fertig ist. Sie wird aber allerdings verschwindend klein und verläßt ihren ursprünglichen Platz an der Dorsalseite des Darms und in der Medianebene, so daß sie auf Mediandurchschnitten schon längst verschwunden erscheint, wenn sie auf Querschnitten noch nachzuweisen ist. Sie rückt nämlich auf die linke Seite des Darms und allmählich immer tiefer hinab, bis sie endlich seine untere Seite erreicht (Holzschn. S. 72, 1—3). An manchen Durchschnitten ist die Lichtung selbst nicht mehr kenntlich, sondern nur noch die Stelle, die sie einnahm, und zwar kenntlich an den sie peripherisch überdeckenden Zellen. Diese sind schon während der unveränderten dorsalen Lage der Darmrichtung dadurch ausgezeichnet, daß sie früher als alle anderen Darmblattzellen protoplasmatisch werden und sich regelmäßig radiär zur Lichtung

gruppieren, was sich übrigens durch den ganzen Mitteldarm wiederholt. Auch senken sie sich in der letzten Zeit vor dem Schwunde der Darmlichtung etwas in die Tiefe und bilden dadurch an der Oberfläche des Darmblatts eine flache Rinne, welche durch eine entsprechende Verdickung des Visceralblatts ausgefüllt wird (Holzschn. 2, 3 und Fig. 126. 127). Diese Verdickung — ich will sie die Spiralfaltenplatte nennen — überdauert den Schwund der Lichtung und zeigt daher auch später an, wo die primäre Darmlichtung lag und wo zugleich die ursprüngliche dorsale Seite des Darms zu suchen ist.

In jener Bildung der die Lichtung überdeckenden Darmblattzellen und der aus dem Visceralblatt darüber entstehenden Spiralfaltenplatte besitzen wir also die sichersten Zeichen, daß nicht etwa bloß die Darmlichtung in dem ruhenden Mitteldarm sich verschiebt, sondern daß dieser selbst mit seinen beiden Schichten eine Linksdrehung — die Dorsalseite nach links, die Ventralseite nach rechts — ausführt.¹ Eine genaue Durchsicht der Querschnittserien aller aufeinanderfolgender Stadien



Querdurchschnitte des Urdarms von Petromyzon, von hinten gesehen.

1 dicht vor dem Afterdarm, 2 und 3 weiter vorn, 4 nach dem Schwunde der Urdarmhöhle *dh*; *dh'* sekundäre Darmhöhle, *s* Spiralfaltenplatte, *v* Subintestinalvene.

zeigt, daß diese Drehung eine Strecke weit vor dem Afterdarm beginnt, um sich dann rückwärts nur sehr wenig, vorwärts aber durch den ganzen Mitteldarm, wenngleich langsam fortzusetzen. So ist z. B. kurz vor dem Schwunde der Darmlichtung die bezeichnete Drehung am Hinterende des Mitteldarm = 0°, nimmt in seiner hinteren Hälfte bis nahezu 180° zu, fällt in seiner Mitte auf 90° und ist schon hinter der Leber wieder = 0°. Denn auch in der letzteren Gegend ist unterdessen die Spiralplattenfalte dorsal über dem Darm entstanden (Fig. 126. 127), um weiter hinten immer tiefer auf die linke Seite hinabzusinken. Vorn setzt sie sich später bis in die Speiseröhre fort, wo sie ebenfalls dorsal, quer unter dem Ansatz des Gekröses entsteht (Fig. 126. 128).

Mit Hilfe dieser nunmehr ununterbrochen durch den Mitteldarm verlaufenden Platte gelingt es festzustellen, daß an den Larven von ca. 7 mm Länge die Linksdrehung des Darms wie vorher eine kurze Strecke vor dem Afterdarm beginnt, nach vorn zu sehr bald ihr Maximum von 180° erreicht hat und in einem nur wenig geringeren Maße bis an das Vorderende des Mitteldarms ausgeführt ist, um dann sehr schnell abzunehmen, so daß das Ende der Speiseröhre davon nur wenig berührt wird. Immerhin ist dort eine Neigung der Platte nach links nicht zu verkennen.

¹ Der Mangel eines Gekröses (S. 52) erleichtert diese Drehung natürlich; für eine notwendige Vorbedingung derselben kann ich ihn aber nicht ansehen, denn nach einer Abbildung SCHNEIDERS (Nr. 39 Taf. XII Fig. 2) dreht sich der Darm der Selachier in ähnlicher Weise, obgleich er am Gekröse befestigt ist.

Ungefähr um dieselbe Zeit beginnt die Bildung der Spiralfalte. Sie besteht darin, daß die nach ihr benannte Platte des Visceralblatts gegen das Innere des Darms leistenförmig auswächst und das Darmblatt dadurch faltenförmig in die Darmhöhle vorgedrängt wird (Fig. 130). Diese Faltenbildung erfolgt aber nach meinen Beobachtungen nicht im Zusammenhang durch den ganzen Mitteldarm, sondern mit Unterbrechungen; ich weiß aber nicht, ob dies die Regel ist. Der Verlauf der fertigen Spiralfalte ist nach dem Gesagten ein unregelmäßig spiraler, indem sie hinten dorsalwärts beginnt, dann sofort sich nach unten begibt und in dieser Lage bis an ihr Vorderende, dicht hinter der Grenze der Speiseröhre, verläuft.¹

Über die Entstehung der Spiralfalte von *Petromyzon* hat SHIPLEY freilich schon angegeben, daß sie ganz vorn auf der linken Seite des Darms auftrete und sich rückwärts an die Bauchseite begeben (Nr. 17 S. 351). Trotzdem übersah er die von mir beschriebene Darmdrehung; denn er verlegt die schon vorher ventral entstandene Subintestinalvene (a. a. O. S. 341) in die Spiralfalte, so daß also diese ebenfalls an der ursprünglichen Bauchseite des ruhenden Darms, etwa dachförmig über jener Vene entstände. Für das Verständnis aller Lageveränderungen am Darm von *Petromyzon* ist aber daran festzuhalten, daß die Spiralfalte an der ursprünglich dorsalen, die Subintestinalvene an der ventralen Seite des Darms entstehen, beide also einander gegenüber liegen, worauf ich noch im folgenden Abschnitt zurückkomme.

Den Mangel eines Gekröses am Mitteldarm der *Ammocoeten* kannte schon RATHKE (Nr. 36 S. 89). Ich möchte der Bestätigung dieser Angabe nur noch hinzufügen, daß dieser Mangel nur am äußersten Vorderende des Mitteldarms auf einer wirklichen Rückbildung während der Embryonalentwicklung beruht, daß aber im übrigen Mitteldarm der Neunaugen überhaupt kein Gekröse angelegt wird. Ihre nächsten Verwandten, die *Myxinoiden*, besitzen bekanntlich ein Gekröse, dagegen keine Spiralfalte (Nr. 32 V S. 3); ich möchte auch bezweifeln, daß ihr Darm sowie bei *Petromyzon* seine ursprüngliche dorsale und ventrale Seite miteinander vertauscht hat.

Der Mitteldarm der Neunaugen erzeugt nur ein einziges Anhangsorgan, die Leber. Ihre Anlage ist die oft genannte, schon in der III. Periode kenntliche Leberbucht des Darmblatts, welche aber erst in der VII. Periode sich beutelförmig von der dicken Darmblattmasse des Mitteldarms abzuschneiden beginnt (Taf. I). Diese Abschnürung erfolgt sowohl in dem Winkel zwischen der Leberbucht und der Speiseröhre, wie von dort aus beiderseits schräg nach unten und hinten und dann quer über die Bauchseite des Darms. An dieser letzteren Seite dringt die Abschnürung schräg nach vorn und oben gegen den oben genannten Winkel vor, so daß die Verbindung der Leberbucht mit dem Mitteldarm sehr bald stielförmig zusammengezogen ist und sich dicht unter dem Übergang des Oesophagus in den Mitteldarm befindet (Fig. 135). Dadurch, daß die Abschnürung ferner auf der linken Seite schneller verläuft als rechts, wird der Leberstiel frühzeitig nach rechts hinübergedrängt.

Die einfache Darmblattschicht, welche schon die ursprüngliche Leberbucht auskleidete, wird in der abgeschnürten Leberanlage zu einem einfachen Epithel, und in demselben Maße niedriger, als es sich in der Fläche ausbreitet. Diese Ausbreitung zeigt sich aber schon im Beginn der Abschnürung in den mannigfaltigen Faltungen des Epithels, welche ihm das Aussehen von Hirnwindungen verleihen

¹ RATHKE gibt den Verlauf der Spiralfalte von *Ammocoetes*, offenbar infolge eines Versehens, gerade umgekehrt an (Nr. 36 S. 89).

(Fig. 116. 119—122). Dies führt endlich zu einer kompakten Verzweigung des epithelialen Leberschlauchs und zu seiner Verwandlung in eine tubulöse Drüse mit durcheinander geschlungenen feinen Röhren, zwischen denen aber unregelmäßige Lücken zurückbleiben (Fig. 128. 136. 137).

Das blinde Ende eines auf der rechten Seite liegenden Schlauchs bläht sich frühe zu einer Hohlkugel auf, der Gallenblase, deren Ausführungsgang sich mit den Wurzeln der anderen Röhren vereinigt, worauf alle zum Leberstiel oder dem künftigen Gallengang zusammenfließen (Fig. 119. 136). Von diesem wurde schon angegeben, daß er unter dem Übergange der Speiseröhre in den Mitteldarm, aber zugleich etwas rechts von der Medianebene entsteht; von dieser Stelle an schnürt er sich vom Darm immer weiter aufwärts ab, so daß seine Mündung erst an dessen rechte, dann an seine dorsale Seite unmittelbar neben das Gekröse, und nach dem Schwunde des letzteren, neben und in die Spiralfaltenplatte gelangt (Fig. 120—122. 124—126. 139). Über diese Stelle geht die Abschnürung des Gallengangs und folglich seine Mündung nicht hinaus. Wohl aber folgt die letztere bei der Drehung dieses Darmabschnitts der Spiralfaltenplatte, indem der Lebergang sich entsprechend verlängert und, von der Dorsalseite der Leber entspringend, den Darm erst von rechts, dann von oben und links umschlingt, um sich endlich am Anfang der Spiralfalte in ihn einzusenken (Fig. 129. 140).

Diese bedeutende Krümmung des Gallengangs wird überdies dadurch in eine lange Spirale ausgezogen, daß der Mitteldarm langsamer wächst als der Vorderdarm und insbesondere der Kiemenarm, mit welchem das Herz und durch dessen Venenende auch die Leber eng verbunden sind. Indem sich also der Mitteldarm relativ verkürzt¹, wird die Leber unter der Speiseröhre vorgezogen, so daß ihr Ausführungsgang teilweise schon diese letztere umschlingt.

Diese ganze Beschreibung betrifft nur das Darmblatt der Leber; sie erhält aber gleich dem ganzen Mitteldarm auch einen Überzug vom Visceralblatt. Dieser Überzug geht glatt über die Faltungen des Darmblatts hinweg und folgt selbst der Abschnürung der Leber nur unvollkommen, so daß sie längere Zeit nicht bloß durch ihren Stiel, den Gallengang, sondern durch eine breite Brücke des Visceralblatts mit der ursprünglichen Bauchseite des Darms in Verbindung bleibt (Fig. 119—126. 135. 136). Infolge der Drehung des Darms ist jene Brücke, eine Art von Leberdarmgekröse, später auf seiner rechten Seite zu suchen (S. 81).

Schon J. MÜLLER hatte gegen RATHKE hervorgehoben, daß die Ammocoeten eine Gallenblase besitzen (Nr. 32 V S. 4). Dagegen scheint erst SHIPLEY bemerkt zu haben, daß der Gallengang über den Darm auf dessen linke Seite und in die Spiralfalte gelange (Nr. 17 S. 352); nur kannte S. die ursprüngliche Lage dieses Ganges nicht. Es ist aber klar, daß derselbe mit jenem definitiven Verlauf gar nicht entstehen konnte, weil die Leber sich an der Bauchseite des Darms abschnürt,

¹ Diese Verschiebung ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich, welche fünf im Alter aufeinanderfolgende Larven betrifft, welche sämtlich schon die ständige Zahl der Mesomeren des Rumpfs, nämlich 71 erreicht hatten (S. 51).

	Mesomeren		zusammen
	über dem Vorderdarm	über dem Mitteldarm	
a	— 11	— 60	71
b	— 14	— 57	71
c	— 14	— 57	71
d	— 14	— 57	71
e	— 18	— 53	71

also ihr Stiel oder der künftige Zellengang sich ebenfalls dort entwickelt. Die spätere Wanderung über die Oberseite des Darms ist jedoch kein einheitlicher Vorgang, indem sie teils durch eine Abschnürung des Ganges vom Darm und teils durch die Drehung des letzteren herbeigeführt wird.

An einem erwachsenen *Ammocoetes* habe ich mich ferner überzeugt, daß der Gallengang bis zur Metamorphose den beschriebenen Verlauf behält. Daher ist mir die Abbildung, welche SCHNEIDER von der Leber und ihren Verbindungen mit dem Darm eines *Ammocoetes* geliefert hat (Nr. 39 Taf. VII Fig. 5) vollkommen unverständlich. Dort zieht nämlich der Ductus choledochus ganz gerade zum Darm und mündet auf derselben Seite, wo die Pfortader verläuft. Nach der Lage der Leber in dieser Abbildung wäre es die linke Seite; in Wirklichkeit liegt aber die Pfortader rechts oben am Darm und die Mündung des Gallengangs auf der entgegengesetzten Seite.

Bevor ich den Mitteldarm der Neunaugen verlasse, möchte ich noch den ihnen eigentümlichen Mangel eines Nahrungsdotters im Vergleich zu anderen Wirbeltieren beleuchten.

Unter den niederen Vertebraten besitzen die Selachier und Teleostier sogenannte meroblastische Keime mit einem nicht organisierten Nahrungsdotter, die Ganoiden und Neunaugen unter den Fischen und die Amphibien holoblastische, d. h. durchweg zellige Keime. An den Amphibien zeigte ich zum erstenmal¹, daß ihr Darmblatt und ihr zelliger Nahrungsdotter zusammen dem einfachen Enteroderm solcher Tiere entsprechen, welche keinen Nahrungsdotter besitzen, oder mit anderen Worten, daß der Nahrungsdotter nur ein Teil des ursprünglichen Darmblatts ist (Nr. 4 S. 144. 809). Ich habe dann später nachzuweisen versucht, daß und wie sich aus diesem zelligen der unorganisierte Nahrungsdotter anderer Vertebraten entwickelt (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere I. II. *Arch. f. m. Anat.* IX. X). Die direkten Beweise für beides sind nunmehr erbracht. Von den Ganoiden wissen wir, daß ihr anfangs zelliger Nahrungsdotter sich sehr bald durch Auflösung der Zellen in eine unorganisierte Masse verwandelt (Nr. 2); und an *Petromyzon* habe ich eben gezeigt, daß das Darmblatt eines Vertebraten, welches in allen wesentlichen Stücken demjenigen der Amphibien gleicht, in der That seine Entwicklung vollenden kann, ohne einen Nahrungsdotter auszusondern, also indem das Homologon eines solchen in die übrige Darmblattbildung einbezogen wird. Damit ist die Reihe unmittelbarer Beispiele für die von mir früher aufgestellte Ansicht über die stammesgeschichtliche Entwicklung des Nahrungsdotters der Wirbeltiere vollständig geworden und lautet: 1. *Petromyzon*, 2. Amphibien, 3. Ganoiden, 4. Selachier, Teleostier, Amnioten.

Ich möchte aber noch hinzufügen, daß, wie ich schon erwähnte, *Petromyzon* zwar keinen Nahrungsdotter, aber doch in den einzelnen zu Grunde gehenden Darmblattzellen die Ansätze zu einer Nahrungsdotterbildung besitzt; und daß anderseits der zur Auflösung gelangende Nahrungsdotter der Amphibien keinen bedeutenden Umfang hat. Auf diese Weise würden Amphibien und Neunaugen auch in der Darmbildung einander näher gerückt erscheinen als irgend welche anderen Wirbeltiergruppen.

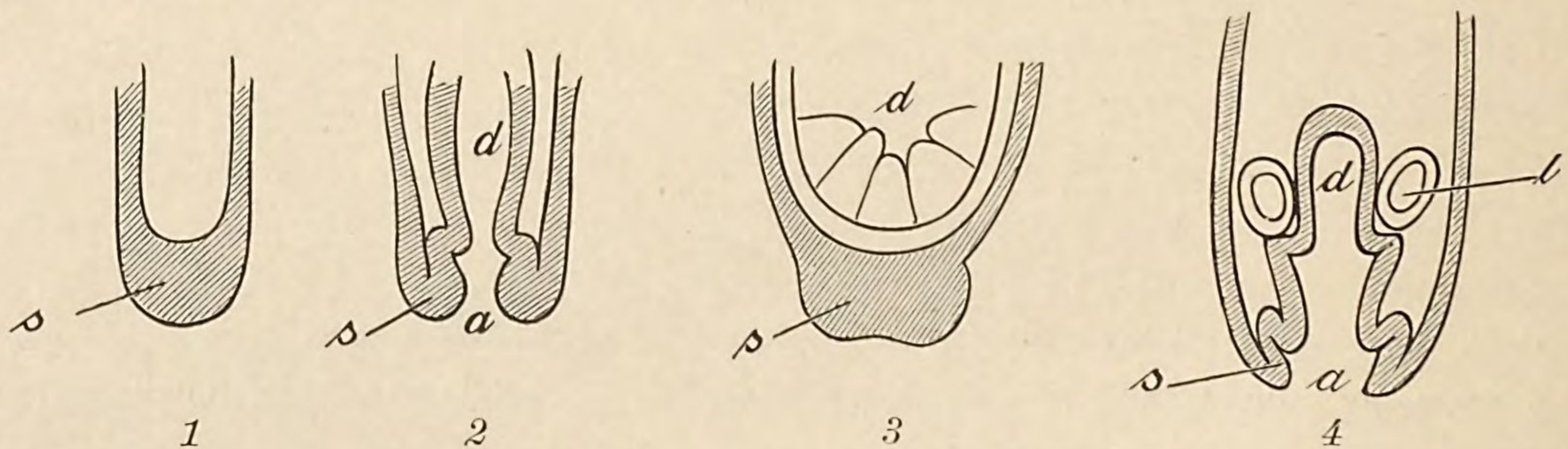
¹ In dem 1. Heft dieser Abhandlungen (Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer S. 49) habe ich eine irrige Nachricht über diesen Punkt bereits zurechtgestellt.

Der Afterdarm.

Die embryonalen Verhältnisse des Afterdarms sind schon ausreichend besprochen worden (S. 38). In der eigentlichen Larvenzeit habe ich an ihm nur zweierlei bemerkenswerte Erscheinungen beobachtet, welche ich hier kurz anführen will.

Ich fand schon an den Larven der anuren Amphibien (Nr. 4 S. 810), daß die zwei ursprünglichen Leibeshöhlenhälften unmittelbar vor dem Afterdarm ventral nicht mehr zusammenfließen, sondern durch eine solide Fortsetzung der Seitenplatten getrennt bleiben, welche mit der anliegenden Oberhaut sich allmählich in eine präanale Flosse, als Fortsetzung der postanalen „Schwanzflosse“ verwandelt. Genau dasselbe geschieht auch bei *Petromyzon*; und zwar habe ich an den jüngsten Ammocoeten eine vollkommene Kontinuität dieser beiden Flossen auch im Bereich des Afters feststellen können.

Die postanale Flosse zeigt sich zugleich mit der ersten Schwanzbildung (S. 38), reicht dann aber nicht tiefer als der ursprüngliche After (Fig. 12. 75). Erst viel später wächst sie abwärts, und zwar zunächst mit ihrem verdickten Ektodermsaum, welcher am Hinterrande des Afters sich spaltet,



Querdurchschnitte von jungen Ammocoeten,

1 hinter dem After, 2 durch den After, 3 vor dem After, 4 Aftergegend einer etwas älteren Larve; *s* ventrale Flosse, *d* Afterdarm, *a* After, *l* Endzipfel der Leibeshöhle.

um auf den beiden Seitenlippen des letzteren und von dieser nach innen deutlich abgesetzt, sich nach vorn fortzusetzen. Vor dem After fließen beide Flossenhälften wieder zu einer breiten Flosse zusammen (Holzschn. 1—3 S. 76). Nach einiger Zeit sind diese wulstigen Ektodermsäume in Falten ausgewachsen, in deren Inneres allmählich etwas Bildungsgewebe eindringt. Die flossenartige Einfassung des Afters ist also in der That auf eine mediane, durch die Afteröffnung verursachte Spaltung des vorwachsenden postanalen Flossensaums zurückzuführen. Anderseits scheint es mir ebenso sicher, daß die beschriebene präanale Flosse (S. 53) eine unmittelbare Fortsetzung jener gespaltenen perianalen und somit der postanalen Flosse ist, daß folglich alle diese Bildungen nur verschiedene Abschnitte, Folgestücke einer einheitlichen, identischen Anlage und keineswegs in einen Gegensatz zu einander zu bringen sind.

Ich sage dies allerdings mit Bezug auf die Hypothese DOHRNS, wonach die Flossensäume des Afters von *Petromyzon* Rudimente von Beckenflossen und zugleich der unpaaren postanalen Flosse homolog wären, während die präanale Flosse damit nicht zu vergleichen sei (Nr. 22 S. 400. 402. 406). Der Widerspruch meiner obigen Beobachtungen gegen diese Hypothese ist aber insofern nur ein scheinbarer, als DOHRN ausdrücklich alle eigentlichen „Hautflossen“ von seinen Vergleichen aus-

schließt und erst die mit Muskeln versehenen — was eben nur an den peri- und postanal Flossen geschähe — für vergleichbar mit paarigen Flossen hält. Ebenso wenig darf dann aber auch in meinen Angaben eine Unterstützung jener Hypothese erblickt werden; ich teile sie nur mit, weil sie bei der Erörterung ähnlicher Fragen in irgend einer anderen Beziehung sich als nützlich erweisen könnten.

An denselben jungen Ammocoeten, deren ventrale Flossen ich eben beschrieb, sind die Mündungen der Kopfnierengänge bereits bis zur halben Höhe des Afterdarms von demselben abgeschnürt; unter ihnen verlaufen die beiden getrennten Leibeshöhlenhälften noch etwas weiter rückwärts am schräg absteigenden Afterdarm. Auf dieser letzten Strecke ziehen sie sich zu engen cylindrischen Blindsäcken zusammen, welche über der äußeren Afteröffnung dem Darmepithel eng angeschmiegt endigen (Holzschn. 4). Obgleich ich den Durchbruch dieser Leibeshöhlenzipfel in den hintersten Afterdarm ebenso wenig wie die Abschnürung des ganzen Sinus urogenitalis beobachten konnte — beides geschieht bekanntlich erst in der Metamorphose der Ammocoeten —, so bezweifle ich doch nicht, daß jene blinden Zipfel der Leibeshöhle die Anlagen der Pori abdominales enthalten. Diese entstehen also nicht aus besonderen Auswüchsen des Parietalblatts, wie man a priori annehmen möchte, sondern aus den ursprünglichen Enden der zweiteiligen Leibeshöhle.

Das Gefäßsystem.

Von dem ganzen Gefäßsystem der Neunaugen entstehen zuerst das Herz, dann die Gefäße, welche dieses mit der Blutzellenmasse an der Bauchseite des Mitteldarms in Verbindung setzen, die Darmlebervenen.

Wie ich schon erwähnte (S. 67), entwickeln sich zugleich mit jener Blutzellenmasse seitliche Fortsetzungen derselben, welche namentlich dicht hinter der Leberanlage zwischen Visceralblatt und Darmblatt sich schräg hinauf und vorwärts erstrecken (Fig. 113. 114). Diese verhältnismäßig wenige Blutzellen enthaltenden Lakunen erreichen sehr frühe die Leberanlage, umgreifen sie jederseits und münden, immer vom Visceralblattüberzuge der Leber bedeckt, in den Sinus venosus (Fig. 111. 115—117), dessen früher erwähnte Schenkel sie darstellen (S. 64). Eine epitheliale Auskleidung besitzen diese beiden Darmlebervenen zunächst nur an ihrer obengenannten Einmündung, wo das Endokardium des Venensacks in sie hineinragt, weiter hinten aber noch nicht, so daß das in ihnen enthaltene embryonale Blut noch unmittelbar das Darmblatt auch der Leberanlage bespült. Daher dringt es von Anfang an zwischen ihre Falten und durchströmt die Zwischenräume der Drüsenschläuche, ehe dort besondere Gefäßwände vorhanden sind (Fig. 119—125); d. h. es wiederholen sich dort genau die Verhältnisse der ursprünglichen Darmlebervenen selbst. Da ferner die Leber unterdessen allseitig vom Visceralblatt umkleidet ist, sammelt sich das aus jener Vene in die Leber selbst eingedrungene Blut wieder am Sinus venosus. Später, nachdem erst die Venenstämme eine epitheliale Auskleidung erhalten haben, setzt sich diese auch in die inneren Bluträume der Leber fort und verwandelt sie in wirkliche geschlossene Gefäße.

Die Leber erscheint daher anfangs in der That wie ein unter der Vene befindlicher, gegen sie offener und daher von ihrem Blute stets durchströmter Schwamm (Fig. 136. 137). Dagegen muß

in 2. H. d. g.
verallg. = Sc.
für die Leber
in Leber über-
gegriffen

ich die Darstellung von SHIPLEY als unrichtig bezeichnen, daß der Sinus venosus anfangs unmittelbar in die Subintestinalvene sich öffne und darauf die Leber als Darmdivertikel in diese venöse Blutbahn hineinwachse und sich in sie hinein verzweige (Nr. 17 S. 341. 352); denn dies heißt doch, daß die Vene früher als die Leber und unter ihr entstände, wovon aber gerade das Gegenteil wirklich geschieht.

Im weiteren Verlauf der VII. Periode wird die am ventralen Darmblatt befindliche Blutmasse zuerst unten, dann seitlich und zuletzt auch oben vom Visceralblatt umwachsen und so vom Darmblatt getrennt, aber in die ventrale Darmwand eingeschlossen (Fig. 123. 127). Das auf diese Weise entstandene Gefäß von bedeutender, aber unregelmäßiger Weite ist die Subintestinalvene, deren vordere Fortsetzung wir eben in den beiden Darmlebervenen kennen lernten. Ihre hintere Fortsetzung, welche hier und dort seitliche Zweige zu entsenden scheint, teilt sich vor dem Afterdarm in zwei seitliche Hauptäste, in denen anfangs ebenfalls eine Blutbildung nachzuweisen ist; diese umziehen den Darm nach oben bis zur Gekrösegegend, ehe noch darüber etwas von der Aorta zu sehen ist.

Es stellt sich also der zuerst entstandene Gefäßverlauf als ein venöser und in die ventrale Darmwand eingeschlossener dar. Ein vollständiger Kreislauf wird erst sekundär durch die Aorta und ihre Wurzeln hergestellt, welche sich im Anschluß an den Truncus arteriosus bilden. Dieser rückt in der Bauchwand der Kiemengegend bis zur Thyreoidea vor, wo er sich in zwei Äste gabelt, welche die vordere Kiemengegend durchziehen. Auf diesem ganzen Verlauf entspringen zuerst die vordersten, dann die folgenden Aortenbögen, durchlaufen die Kiemenbögen und vereinigen sich über dem Kiemendarm sofort zur Aorta. Alle diese Gefäße liegen anfangs unmittelbar am Darmblatt, sind also Darmgefäße wie die hinteren Darmvenen. Ob aber die vordere Fortsetzung des Truncus arteriosus und die Aortenbögen als einfache Lakunen entstehen, weiß ich nicht, da ich sie nur als zarte Epithelröhren kenne. Dagegen ist die Anlage der Aorta leicht zu verfolgen. Sie zeigt sich zuerst über dem Vorderdarm, bald nach dem Erscheinen des Bluts und der Herzvenen, und setzt sich dann nach hinten fort, erreicht aber die dorsalen hinteren Enden der Subintestinalvene erst in der vorgerückten VII. Periode. Sie entsteht, wie ich es schon für die Amphibien beschrieb, als eine sich allmählich erweiternde Lücke des interstitiellen Bildungsgewebes zwischen der Chorda und dem ihr anhaftenden Subchordalstrang einerseits und dem Urdarm anderseits, so daß sie noch zwischen die Gekrösefalten eingekeilt erscheint (Fig. 110. 112—114). Diese Lücke ist anfangs keineswegs allseitig geschlossen, sondern nur eine lokale Erweiterung des Maschenwerks jenes Gewebes; nach meinen Erfahrungen an Amphibien möchte ich es nicht einmal behaupten, daß die in der Wand dieser Lücke zusammentretende Zellschicht auch nach dem Beginn des Blutumlaufs gleich völlig geschlossen ist. Wahrscheinlich geschieht es erst allmählich, worauf allerdings gerade die Aortenwand durch ihre Stärke sich von den Wänden der Venen unterscheidet.

Bevor noch die Aorta mit der Subintestinalvene in Zusammenhang getreten ist, zeigen sich schon einzelne Blutzellen in den Darmlebervenen und im Herzen, welche aus der subintestinalen Blutmasse eingeschwenmt sein müssen. Ob nun dabei wesentlich die in der letzteren sich ansammelnde Flüssigkeit tätig ist, oder schon Zusammenziehungen des Herzens mitwirken, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls beginnt die erste Bewegung des Bluts nicht gleich als Kreislauf, sondern als ein langsames Vordringen der subintestinal angehäuften Blutzellen in die davorliegenden, bloß mit Flüssigkeit angefüllten Gefäßanlagen.

Bald nach der Aorta entwickeln sich noch andere, ebenfalls zum ersten Kreislauf gehörende Hauptgefäße. Wenn man aber in dem Nacheinander der Erscheinungen in der individuellen Entwicklung ein gewisses Abbild für ihre stammesgeschichtliche Reihenfolge sehen darf, so ist offenbar in den bisher beschriebenen Gefäßen die älteste Form des Blutkreislaufs anzuerkennen, wie sie bei den Vorfahren der Neunaugen, ja man darf wohl sagen, der Vertebraten überhaupt einst bestand. Schon BALFOUR erklärte die Subintestinalvene mit ihrer Fortsetzung bis ins Herz für ein solches ursprüngliche Gefäß (Nr. 2 S. 585)¹; zu dem ersten Kreislauf gehörten aber notwendig auch die Aorta und die Verbindungen beider Gefäßstämme, vorn die Aortenbögen, hinten die Äste der Subintestinalvene. Bemerkenswert scheint mir ferner, daß die Stämme dieses Kreislaufs sich ventral und dorsal am Darm und gewissermaßen in seinen Gekrüsen entwickeln (Herz, Aorta), und daß er lange vor dem Beginn einer lokalisierten Atmung und einer physiologischen Trennung von venösen und arteriellen Gefäßen fungiert. Die älteste Form des Gefäßsystems der Vertebraten ist ein indifferenter Kreislauf in dem oberen und unteren Darmgekröse und der Darmwand.

Die Hauptgefäße, welche, wie ich oben bemerkte, sich den Darmgefäßen frühzeitig anschließen, entstehen dorsal zwischen dem Parietalblatt und der Muskelplatte, also in der Leibeswand, und münden in den ersten Kreislauf nicht durch das primäre Darmgekröse, sondern auf neugebildeten Wegen. Es sind die zwei Stamm- und die zwei Jugularvenen. Obgleich Spuren der letzteren bald nach der Bildung der Aorta anzutreffen sind, so habe ich doch die Stammvenen nicht früher gesehen als die Verbindung beider mit der Darmvene. Deshalb glaube ich, daß diese Venen der Leibeswand ursprünglich als Fortsetzungen der Darmvenen entstanden.

Ich habe schon von den seitlichen Brücken gesprochen, welche zwischen dem Darmkanal und der Leibeswand an verschiedenen Stellen entstehen (S. 56—60). Für *Petromyzon* wichtig ist davon nur das Parietalgekröse, welches dicht unter der Kopfniere und ihrem Gang die Leibeswand mit der Lebergegend des Darms verbindet und dauernd erhalten bleibt, während sich darunter und darüber eine offene Kommunikation der vorderen und hinteren Leibeshöhle entwickelt (Fig. 111. 113). Dort, wo jenes Gekröse den Verlauf der Darmlebervene trifft, entsteht in ihm ein weiter Gefäßraum, welcher diese Vene sowohl mit der Jugularvene wie mit der Stammvene in Verbindung setzt (Fig. 115. 116). Diese Verbindung ist anfangs eine ganz unmittelbare, indem die Mündungsstücke der letztgenannten Venen sich aus ihrer Lage nach außen von der Kopfniere und deren Gang bis zum Parietalgekröse hinabsenken, und dieses wiederum Leibes- und Darmwand unmittelbar verlötet. Auch habe ich in der ersten Zeit dieser Verbindung dieselbe in der Regel doppelt angetroffen, eine weiter vorn für die Jugularvene, die andere rückwärts für die Stammvene. Kurz, die Jugular- und die Stammvene sind anfangs getrennte einfache Äste der Darmlebervenen (Fig. 138). Erst allmählich ziehen sich ihre Mündungen jederseits zu einer einzigen zusammen, und indem auch das Parietalgekröse durch die Aufblähung der Leibeshöhle zwischen dem Darm und der Leibeswand ausgedehnt wird, kommt es zur Bildung eines besonderen unpaaren Mündungsstücks, welches die

also 2.

¹ BALFOUR hält auch den Pfortadersinus von *Myxine* für einen Teil dieses ventralen Stammes und meint, daß wenn er kontraktile wäre, was J. MÜLLER nicht annahm, diese Eigenschaft, welche gegenwärtig im Herzen lokalisiert ist, über die ganze Länge des subintestinalen Gefäßes verbreitet erschiene. B. hat aber übersehen, daß J. MÜLLER seine ersten Zweifel an der Kontraktilität jenes Pfortaderherzens später aufgab, indem er dessen Pulsationen am lebenden Tiere sah (Nr. 32 V S. 4).

Jugular- und die Stammvene gemeinsam mit der Darmlebervene verbindet. Dies ist der bekannte Ductus Cuvieri, welcher also zuerst ebenfalls einen Ast der Darmlebervene darstellt (Fig. 119. 136). Bald verschiebt er sich aber soweit nach vorn, daß er in den Sinus venosus mündet, welcher somit zum Sammelpunkt aller Venenstämme, sowohl der intestinalen (Darmlebervene) wie der parietalen (Jugular-, Stammvenen) wird (Fig. 137. 139).

In dieser ganzen Entwicklungsgeschichte der vom Herzen ausgehenden und der zu ihm zurückkehrenden embryonalen Gefäßstämme von Petromyzon ist die große Übereinstimmung mit den homologen Bildungen der Amphibien nicht zu verkennen. In einem Stück aber besteht eine bemerkenswerte Verschiedenheit: bei den Amphibien sind es die Stammvenen, welche an der Kopfniere vorüberziehend sie zuletzt in der Art einer Pfortader durchsetzen, bei den Neunaugen dagegen die Jugularvenen, weil die Kopfnieren dieser Tiere nicht hinter, sondern gerade über dem Herzen entstehen (Fig. 136. 137). Durch die beschriebene Verschiebung des Ductus Cuvieri gerät übrigens dieser selbst in das Bereich der Kopfniere, so daß sie endlich z. T. in ihn hineinhängt.

Zu den beschriebenen Gefäßstämmen der Neunaugen gesellt sich sehr frühe noch die sogenannte V. jugularis impar, welche durch die Bauchwand der Kiemen- und Herzgegend bis zur Leber vorläuft, wo diese noch mit der Leibeswand verbunden ist, und durch dieses ventrale Lebergekröse hindurch sich in den Sinus venosus ergießt (Fig. 135). Bei den Myxinoiden dient diese Vene zum Hauptabfluß für das Gebiet der rechten Jugularvene, während die hinteren Venen der rechten Kiemengegend und der rechten Kopfniere in die Pfortader münden (Nr. 32 IV. S. 38—41). Aus diesem Grunde hält J. MÜLLER die letzteren nicht für die Reste der rechten Jugularvene, welche ja durch den Ductus Cuvieri in den Venensack münden sollte, sondern für den Myxinoiden eigentümliche Gefäße. Diese Schlußfolgerung wird aber hinfällig, sobald man weiß, daß jede Jugularvene anfangs direkt in die Darmlebervene ihrer Seite mündet, aus welcher gerade rechts, wie sich zeigen wird, die Pfortader hervorgeht; denn daraus ergibt sich, daß die fraglichen rechten Halsvenen der Myxinoiden trotz oder vielmehr wegen ihrer Verbindung mit der Pfortader, mit der ursprünglichen rechten Jugularvene identisch sein können und es auch höchst wahrscheinlich sind.

Von den Arterien des embryonalen Kreislaufs sei hier noch die Art. mesenterica erwähnt. Sie entspringt in der Nähe der Kopfnierenarterien aus der Aorta, verläuft am Innenrande der Kopfniere bis zum ersten Parietalgekröse und gelangt dann durch dieses hindurch zum Darm und Gallengang, um in Begleitung des letzteren den Darm zu überschreiten und in die Spiralfalte einzutreten (Fig. 124. 125. 140). Neben ihr sehe ich in der Spiralfalte ein Blutgefäß, welches schon RATHKE kannte (Nr. 36 S. 100), von dessen Verbindungen ich ebensowenig wie dieser Forscher etwas anzugeben weiß.

Dieser ganze embryonale Gefäßkreislauf erleidet aber mannigfache Abänderungen, ehe er seine definitive Gestalt im geschlechtsreifen Petromyzon erreicht. Die Hauptrolle spielt dabei die Entwicklung der Kiemen, in deren Folge die einfachen vorderen Verbindungen der ventralen und dorsalen Stammgefäße, nämlich die Aortenbögen, durch die neugebildeten Kiemengefäßnetze ersetzt werden. Jeder Aortenbogen spaltet sich der Länge nach in 2 Gefäße: die aus dem Truncus arteriosus oder einem seiner vorderen Äste entspringende und nach oben sich verjüngende Kiemenarterie und die am Innenende des Kiemenbogens liegende und gerade umgekehrt gebildete Kiemenvene. Die Gefäßschlingen der Kiemenblättchen wurzeln mit einem Schenkel in der Arterie, mit

dem andern in der Vene; an der obersten Gefäßschlinge hört die Arterie ganz auf, während die Vene umgekehrt an der tiefsten Gefäßschlinge anfängt und oben, nachdem sie den letzten Schenkel von der Arterie aufgenommen, allein alles Kiemenblut in die Aorta ergießt. Auf diese Weise wird der ganze früher physiologisch indifferente Kreislauf in eine venöse und eine arterielle Hälfte gesondert, deren Grenze in den Kiemen liegt.

Die übrigen Veränderungen betreffen das Venensystem. Der linke Ductus Cuvieri wird schon in den jungen Larven schwach und verödet zuletzt ganz, während das ihn leitende Parietalgekröse erhalten bleibt. Dafür entsteht eine quere Verbindung von dem oberen Ende dieses linken Ductus Cuvieri zum rechten hinüber, welche zwischen der Aorta und dem Gekröse hindurchgeht und so das Blut aus der linken Jugular- und Stammvene auf die rechte Seite hinüberführt. Dieses schon von RATHKE für die Ammocoeten angegebene Verhalten (Nr. 36 S. 100) ist aber kein ursprüngliches, sondern ein sekundär abgeändertes.

Bei den Myxinoiden bleibt nach RETZIUS und J. MÜLLER umgekehrt der linke Ductus Cuvieri allein übrig, nachdem die merklich schwächere rechte Stammvene sich in die linke ergossen hat (Nr. 32 IV. S. 15. 16). Jedenfalls ist aber die Asymmetrie des Stammvenensystems, welche bei den meisten Wirbeltieren wiederkehrt, schon bei allen Cyklostomen vorhanden und ersichtlich ein Folgezustand eines durchaus symmetrischen Verhaltens.

Eine solche Asymmetrie wiederholt sich auch an den Darmlebervenen der Neunaugenlarven. Frühzeitig wird die linke dieser Venen schwächig und atrophiert in dem Maße, als die Leber sich gerade von links her völlig vom Darm abschnürt. Zuletzt ist ihr Zusammenhang mit der Subintestinalvene ganz unterbrochen, so daß diese ihr Blut nur noch durch die rechte Darmlebervene ins Herz ergießt (Fig. 139). Aber auch diese bildet sich in ihrem Hauptstamm auf der rechten Oberseite der Leber zurück (Fig. 137), während das in ihre Wurzel an dem rechten Hinterende der Leber eintretende Blut mehr und mehr in das interstitielle Gefäßnetz dieses Organs (S. 77) abgelenkt wird. Gleichzeitig erweitern sich die Mündungen dieses Gefäßnetzes in den Sinus venosus oder die Lebervenen, von denen ich oben eine rechte und eine linke, unten eine unpaare antraf, welche besonders stark ist und mit der Jugularis impar zusammen mündet (Fig. 128. 140).

Unterdessen hat sich endlich auch die Subintestinalvene auffallend verändert. Einmal schnürt sie sich in dem größten Teil ihres Verlaufs so vollständig vom Darm ab, daß sie nicht nur aus dessen Oberfläche hervortritt, sondern zuletzt ganz frei in der Leibeshöhle schwebt (Fig. 127. 129. 130. 137. 140). Vorher hat sie aber die früher beschriebene Darmdrehung mitgemacht und ist folglich aus ihrer ventralen Lage auf die rechte Seite des Darms und ganz hoch hinaufgerückt, so daß sie beständig der Spiralfalte gegenüber liegt. Indem sie nun ihr Blut, welches sie aus den hinteren Darmabschnitten sammelt, durch die von der zurückgebildeten rechten Darmlebervene allein übriggebliebene Wurzel in das Gefäßnetz der Leber überführt, stellen diese beiden Reste des ursprünglichen Darmvenensystems die Pfortader des Ammocoetes dar (Fig. 140). Durch ihre Verbindung mit der Leber wird die letztere auf ihrer rechten Seite in einen langen, schräg aufwärts gebogenen Zipfel ausgezogen.

Lage und Verlauf dieser larvalen Pfortader waren freilich schon den früheren Beobachtern (RATHKE, LANGERHANS, SCHNEIDER) bekannt, nicht aber die Herkunft dieses Gefäßes und seine Identität mit der Subintestinalvene, was wieder ohne Kenntnis der Darmdrehung nicht zu verstehen

ist. Diese Unkenntnis verleitete offenbar BALFOUR (Nr. 2 S. 88. 584) und nach ihm SHIPLEY (S. 73) zu der irrigen Annahme, daß die Subintestinalvene von Petromyzon sich in der Spiralfalte dauernd erhalte; während doch, wie ich zeigte, die Spiralfalte in der ursprünglich dorsalen Darmwand und die Subintestinalvene stets an der entgegengesetzten Seite verläuft. Die Vene der Spiralfalte entsteht vielmehr erst als Neubildung in der Metamorphose (RATHKE, SCHNEIDER Nr. 39 S. 92), während gleichzeitig die larvale Pfortader zu Grunde geht. Sollte daher die Spiralfalte der Selachier mit ihrer Vene (Pfortader) den gleichen Bildungen der Neunaugen homolog sein, wie es schon J. MÜLLER annahm (Nr. 32 IV. S. 41) und BALFOUR wiederholte (a. a. O.), so wäre die Pfortader der Selachier eben nicht die ursprüngliche Subintestinalvene, sondern eine sekundäre Bildung, wie es auch SCHNEIDER nach einigen mir nicht ganz verständlichen Bemerkungen anzunehmen scheint (Nr. 39 S. 97. 98).

Übrigens muß ich darauf verzichten, die Homologien aller beschriebenen Venen der Neunaugen bei anderen Wirbeltieren aufzusuchen, weil die vielfachen Abweichungen in der Blutbildung und der Darmbildung (Nahrungsdotter u. s. w.) offenbar auch eingreifende Abänderungen im Gefäßverlaufe herbeigeführt haben, welche sich noch nicht sicher erkennen lassen. Einige einschlägige Bemerkungen werde ich aber noch im folgenden Kapitel bringen.

Die Leibeshöhle.

Die spaltförmige Anlage der Leibeshöhle geht anfangs durch die ganze Länge des Körpers; sie verschwindet aber frühzeitig in der Kiemengegend und erhält sich nur in der Herzgegend und im Verlauf des Mitteldarms (S. 51). Da die beiden Seitenplatten, deren jede eine Hälfte der Leibeshöhle enthält, mit ihren Rändern über und unter dem Darm zusammentreffen, ist die Bildung eines dorsalen und eines ventralen medianen Gekröses eingeleitet; vollendet werden dieselben aber nur auf ganz kurze Strecken, das erstere am Oesophagus über dem Herzen, das andere am vorderen unteren Ende der Leber. Im Bereich des Afterdarms und dicht davor bleiben beide Leibeshöhlenhälften oben und unten weit getrennt und verschmächtigen sich endlich zu den *pori abdominales* (S. 77). In der Anlage der Seitenplatten nicht vorgebildet sind dagegen die seitlichen oder Parietalgekröse, welche durch sekundäre Verschmelzungen des Visceral- und Parietalblatts entstehen, und von denen das vordere durch die letzte Kiementasche verdrängt wird, die beiden parietalen Herzlebergekröse aber erhalten bleiben (S. 59. 60. 79).

Alle diese Gekröse haben für die Neunaugenlarven nur die Bedeutung, Blutgefäße von der Leibeswand zum Darm und seinen Gefäßstämmen hinüberzuleiten. Denn wenn die medianen Gekröse ursprünglich unzweifelhaft dazu dienten, den Darm in seiner Lage zu erhalten, so trat diese Aufgabe in dem Maße zurück, als sie nur noch dort persistierten, wo sie von Gefäßen durchsetzt wurden. Und bekanntlich ist diese Rückbildung des Gekröses nicht auf Petromyzon beschränkt, sondern kommt auch bei vielen anderen Fischen (Nr. 41 S. 201) und den Amphibien vor (Nr. 4 S. 801).

Diese Aufgabe der Gekröse bei den Neunaugen wird ferner z. T. noch durch ihre besondere weitere Entwicklung bei anderen Wirbeltieren erhärtet; z. T. läßt aber diese Entwicklung

ganz andere Leistungen der Gekröse erkennen, welche bei den Neunaugen eben nur vorbereitet erscheinen.

Wenn man die beiden Parietalgekröse von *Petromyzon* nach der Entwicklung der Ductus Cuvieri näher untersucht, zeigt sich an ihnen sofort eine merkwürdige Verschiedenheit. Das linke Gekröse wird hinter dem Ductus Cuvieri zu einem dünnen Bande, welches sich noch eine kurze Strecke rückwärts fortsetzt, um dann mit scharfem Rande aufzuhören (Fig. 120). Das rechte Gekröse dagegen verbreitert sich hinter seinem Ductus Cuvieri derart, daß sein oberer medialer Rand gegen das dorsale Darmgekröse vorrückt und zuletzt mit ihm und der rechten Seite des Oesophagus bis an den Anfang des Mitteldarms und die Mündung des Gallengangs vollkommen verschmilzt, so daß der obere Leibeshöhlenabschnitt zwischen dem Parietalgekröse und dem Oesophagus dort unterbrochen wird (Fig. 119—122). Dieser breite rechtsseitige Zusammenhang der Leber und des Darms mit der Leibeswand erstreckt sich nach hinten merklich weiter als das linke Parietalgekröse und enthält den nach hinten und oben sich vom Darm abschnürenden Gallengang.

Auf einem wenig älteren Stadium spaltet sich jene hintere Fortsetzung des rechten Parietalgekröses von der Leibeswand oder der Kopfnierenleiste bis zum dorsalen Darmgekröse ab, von dessen Wurzel sie daher breit und völlig frei zwischen der sie nach außen trennenden Spalte und dem medialen, den Oesophagus umkreisenden Leibeshöhlenabschnitt, zum aufsteigenden Gallengang hinunter zieht und daher ein besonderes dorsales Lebergekröse der rechten Seite darstellt (Fig. 124). Noch weiter rückwärts trifft man dann wieder auf die beschriebene völlige Verschmelzung dieses Gekröses mit dem Darm; zugleich zeigt sich aber schon die Auflösung des Darmgekröses und die Trennung des dorsalen Lebergekröses von der Leibeswand, infolge dessen es vom Gallengang und seiner Mündung ausläuft (Fig. 125). An den weiter entwickelten *Ammocoeten* habe ich diesen Zustand der beschriebenen Gekröse wenig verändert wieder angetroffen (Fig. 128); nur die Auflösung des Darmgekröses ist weiter fortgeschritten, bis in den Bereich des vorn noch vollständig erhaltenen dorsalen Lebergekröses.

Von der *Art. mesenterica* wissen wir bereits, daß sie an der Innenseite des rechten Kopfnierengangs bis zum ursprünglichen rechten Parietalgekröse gelangt und dann dasselbe durchsetzt, um zum Gallengang zu gelangen. Dies geschieht eben in der hinteren Fortsetzung jenes Gekröses oder dem dorsalen Lebergekröse, in welchem die Arterie über dem Gallengange nach hinten verläuft, um später mit demselben die beschriebene Wanderung nach links und unten auszuführen (Fig. 128—130. 140). Nach außen und etwas unten vom Gallengang liegt anfangs die rechte Darmlebervene (Fig. 120. 121. 124. 125); mit dem nach oben auswachsenden rechten Leberrande gelangt sie aber endlich in das dorsale Lebergekröse und unmittelbar unter die *Art. mesenterica* (Fig. 128), von welcher sie sich erst dort trennt, wo diese mit dem Gallengang sich über den Darm hinüberschlägt und daher von der Leber entfernt.

Also auch das dorsale Lebergekröse von *Petromyzon* dient als Leitband von Gefäßen. Eine größere Bedeutung erlangen aber diese Beziehungen bei anderen Vertebraten, bei denen das, was bei *Petromyzon* gewissermaßen nur angedeutet ist, weiter entwickelt ist. Doch werde ich mich bei den folgenden Vergleichen wesentlich auf die Amphibien beschränken, teils weil die einschlägigen Verhältnisse nur bei diesen Tieren ausreichend bekannt sind, und teils weil sie darin sich, wie mir scheint, am vollkommensten an die Neunaugen anschließen.

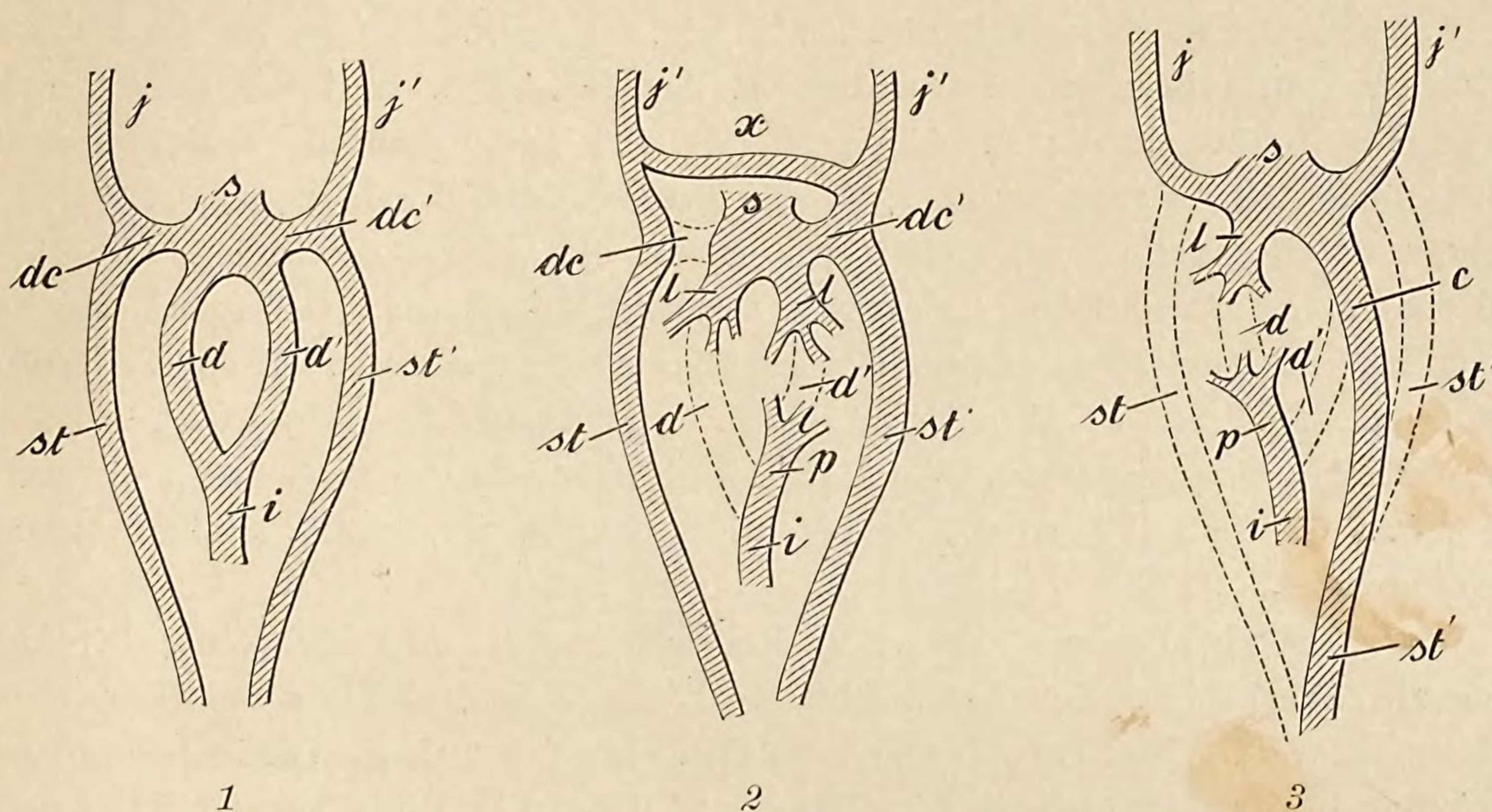
Bei den Amphibien sind die beiden Parietalgekröse zur Verbindung der Ductus Cuvieri mit dem Venensack des Herzens ebenfalls frühzeitig gebildet und erhalten sich dauernd, indem die Ductus Cuvieri nach dem Schwunde der vorderen Stammvene als Venae anonymae zurückbleiben (Nr. 4 S. 765). Ferner entwickelt sich vom rechten Parietalgekröse aus, mit dem nach hinten und oben auswachsenden rechten Leberrande und dem von der Leber ausgehenden Pankreasgang eine Gekrösebrücke nach dem Darm (Speiseröhre — Magen) hinüber, welche rückwärts fortschreitend das Darmgekröse erreicht und endlich ein selbständiges rechtes und dorsales Lebergekröse darstellt (Nr. 4 S. 769. 801. 802). Die Homologie dieses Gekröses mit dem gleichnamigen Teile der Neunaugen ist unverkennbar; die einzige Verschiedenheit besteht darin, daß das letztere in dem engen Raum zwischen dem Darm, dem Ductus Cuvieri und der Kopfnierenleiste anfangs mit der letzteren zusammenhängt, was bei den Amphibien infolge des weiten Abstandes dieser Organe voneinander ausgeschlossen ist.

Vom Venensack des Herzens entspringt bei den Amphibien ferner ein Gefäß, welches im Anfang jener Gekrösebildung im rechten Leberrande bis zum eigentlichen Mitteldarm verläuft und sich an dessen rechter Seite verliert. Später erhält es aber eine Fortsetzung in das darüber hinziehende Lebergekröse, welche mit ihm die Rückenwand der Bauchhöhle erreicht und sich mit der rechten Stammvene verbindet. Ich habe dieses Gefäß schon in seinem ersten Verlauf im rechten Leberrande als neugebildete Anlage der Hohlvene bezeichnet. Indem ich aber jetzt die Fig. 261—265 und 277—280 des citierten Buchs miteinander und mit den Fig. 125. 128. 137 von *Petromyzon* in dieser Abhandlung vergleiche, komme ich zur Überzeugung, daß jene erste Anlage der künftigen hintern Hohlvene der Amphibien thatsächlich der Rest der rechten Darmlebervene und daß erst ihre Fortsetzung in das dorsale Lebergekröse bis zur Stammvene hinauf eine Neubildung ist. Dadurch, daß auch bei *Petromyzon* die rechte Darmlebervene im dorsalen Lebergekröse liegt, wird die Übereinstimmung mit den Amphibien noch größer, und es ist ersichtlich, daß nur die Auflösung des größten Teils der dorsalen Gekrösebefestigung bei den Neunaugen eine der Hohlvene ähnliche Fortsetzung ihrer rechten Darmlebervene unmöglich macht, und anderseits der Art. mesenterica den abweichenden Verlauf vorschreibt. Im innigsten Zusammenhange damit steht es wiederum, daß bei den Amphibien, deren rechte Darmlebervene in ihrem vorderen Abschnitt in die Bildung der Hohlvene aufgeht, die linke Darmlebervene zur Pfortader wird (Nr. 4 S. 768), bei den Neunaugen aber umgekehrt die von Anfang an stärkere rechte Darmlebervene, während die linke atrophiert (Holzschn. S. 85).

Bei den Amphibien und Neunaugen entwickelt sich hinter dem rechten Parietalgekröse und längs des Leberverlaufs der rechten Darmlebervene ein besonderes dorsales Lebergekröse; bei den Neunaugen bildet es sich zum größten Teil nebst jenem Venenabschnitt zurück, bei den Amphibien bleibt es erhalten und leitet die Vene als hintere Hohlvene zur Wirbelsäule hinauf; daher verwandelt sich bei den Amphibien das Hinterende der linken Darmlebervene zur Pfortader, bei den *Ammocoeten* dagegen das homologe rechte Venenstück.

Als ich die Entwicklung der hinteren Hohlvene zuerst bei den Amphibien festgestellt hatte, bestand über die Entstehung desselben Gefäßes bei den Amnioten nur die Angabe RATHKES, daß es eine Neubildung nach dem Schwunde der Stammvenen sei, ohne daß diese Neubildung irgendwie

erläutert wurde (Nr. 4 S. 785. 786). Wenn dieser Umstand mich bereits zur Annahme veranlassen konnte, daß die Hohlvenenbildung der Amnioten ebenso verlaufe wie bei den Amphibien, so wurde mir dies so gut wie gewiß dadurch, daß ich auf einer von HIS produzierten, aber leider nicht näher erläuterten Abbildung von einem Hühnerembryo das von mir bei den Amphibien entdeckte dorsale Lebergekröse mit der Vene wiederfand (Nr. 4 S. 802. 803. 818). Nachdem endlich neuerdings HOCHSTETTER dasselbe Gekröse außer bei den schon genannten Tieren noch bei Säugern und Reptilien nachgewiesen hat (Nr. 27), hat meine erste Darstellung von der Entstehung des proximalen Abschnitts der hinteren Hohlvene die vollkommenste Bestätigung gefunden.¹ Durch meine sich daran schließenden Beobachtungen an *Petromyzon* wird schließlich unsere Kenntnis von diesem Entwicklungsprozeß dahin erweitert, daß selbst dort, wo eine hintere Hohlvene noch gar nicht zur Entwicklung kommt,



Schematische Darstellung von der Entwicklung des Venensystems der Neunaugen und Amphibien.

1 gemeinsame primäre Form, 2 Abänderung bei den Ammocoeten, 3 bei den Amphibienlarven; *s* Sinus venosus, *d* linke, *d'* rechte Darmlebervene, *i* Subintestinalvene, *j* linke, *j'* rechte Jugularvene, *x* Verbindung beider, *st* linke, *st'* rechte Stammvene, *dc* linker, *dc'* rechter Ductus Cuvieri, *l* Lebervenen, *p* Pfortader, *c* hintere Hohlvene.

dennoch die Vorbedingungen dazu in dem dorsalen Lebergekröse schon gegeben sein können. Ob sich dies bei anderen Fischen wiederholt, ist mir zweifelhaft; denn die paarigen seitlichen Lebergekröse, welche HOCHSTETTER von *Raja* anführt (Nr. 27 S. 973), scheinen mir nach Zahl und Lage nur den beiden Parietalgekrösen zu entsprechen.

Wie ich aber schon für die Unke angegeben habe, ist die Bedeutung des rechten dorsalen Lebergekröses durch die Entwicklung der Hohlvene gar nicht erschöpft. Der Netzbeutel, welcher

¹ In seiner neuesten Mitteilung hat HOCHSTETTER meine Beobachtungen allerdings überhaupt nicht erwähnt. Da er aber ihre Richtigkeit hinsichtlich der Hohlvenenbildung der Amphibien in seiner früheren Arbeit ausdrücklich bestätigt hat (Nr. 26 S. 121. 161), so wird er jetzt wohl auch anerkennen, daß das, was er als Zweck seiner gegenwärtigen Mitteilung bezeichnet, nämlich zu zeigen, daß das Hohlvenengekröse „sich wahrscheinlich bei allen Wirbeltieren findet, bei denen es zur Entwicklung einer hinteren Hohlvene kommt, und in seiner Entwicklung der hinteren Hohlvene vorausgeht“ — bereits von mir ausgesprochen ist (s. o.).

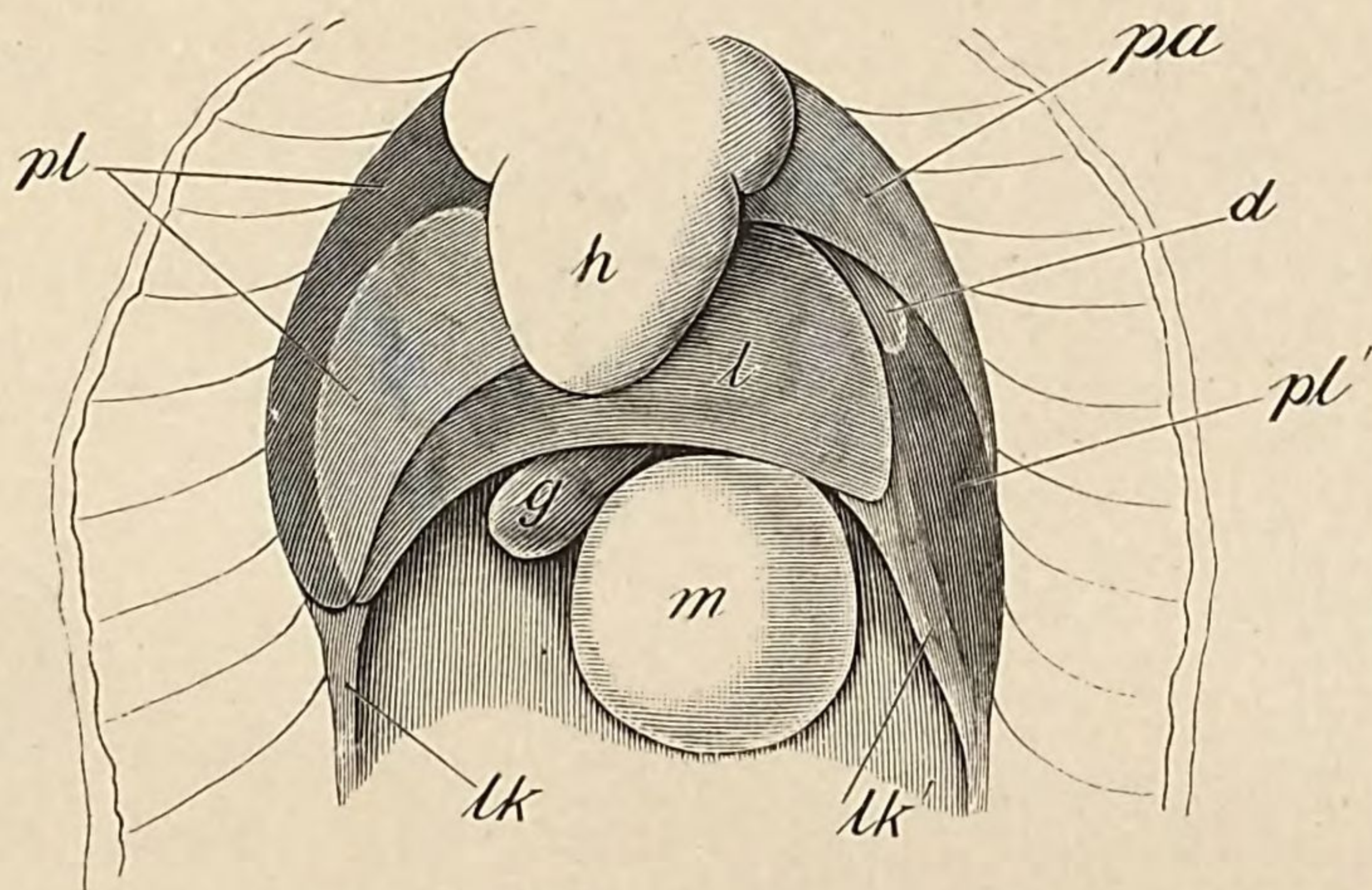
bei den Amphibien rechts von dem noch indifferenten absteigenden Vorderdarm (Speiseröhre — Magen), zwischen diesem und dem rechten Leberlappen entsteht, wird durch dessen dorsales Gekröse nach rechts und oben merklich vergrößert (Nr. 4 S. 801. 802). HOCHSTETTER erwähnt diese Netzbeutelbildung freilich nicht, gibt aber an, daß das Hohlvenengekröse der Amphibien in der Gegend des Gallengangs mit dem Darmgekröse verwachse und so das For. Winslowii verschliesse. Dies würde also zur Folge haben, daß der Netzbeutel der Amphibien, von der Leibeshöhle vollkommen abgeschlossen, sich am Vorderdarm nach vorn erstreckt. Daran schlossen sich aber zweierlei Befunde an höheren und anderseits niedersten Wirbeltieren an.

Nach HOCHSTETTER trennt sich der Vorderteil des embryonalen Netzbeutels der Säugetiere von dem unter dem kleinen Netz befindlichen Hauptteil ab und gerät in die Brust (Nr. 27); wie mir scheint, erfolgt diese Trennung ebenso wie bei den Amphibien durch eine Verwachsung der beiden Gekröse, welche nur nicht ebenso weit nach hinten geht. — Anderseits sehe ich den rechtsseitigen Leibeshöhlenabschnitt zwischen der Speiseröhre und dem dorsalen Lebergekröse von *Petromyzon* als Homologon des Netzbeutels der Amphibien an (Fig. 120. 124); denn die einzige nennenswerte Abweichung, daß statt des Pankreasganges, wie bei den Amphibien, der Gallengang selbst im dorsalen Lebergekröse der Neunaugen liegt, erklärt sich daraus, daß jener Pankreasgang, wie ich zeigte (Nr. 4 S. 806), als ein Auswuchs der Leberanlage entsteht, also mit einem Gallengang sehr wohl zu vergleichen ist. Auch der Zusammenhang dieses Netzbeutels der Neunaugen mit dem Perikardialraum bedeutet nur die Fortdauer des überall vorhandenen ursprünglichen Zustandes, wenn ein Abschluß einzelner Leibeshöhlenabschnitte gegen die anderen noch nicht besteht. Dafür finden wir aber schon bei *Petromyzon* die hintere Verschmelzung der beiden Gekröse vor, welche HOCHSTETTER bei den Amphibien nachwies.

Vergleichen wir alle diese Thatsachen miteinander, so folgt daraus, daß die Bildung des Netzbeutels überhaupt, der Anteil des dorsalen Lebergekröses an derselben und endlich der hintere Abschluß des ganzen Beutels oder seines Vorderteils durch die Verwachsung jener Gekröse mit dem Darm und dessen Gekröse bereits bei den Neunaugen vorkommen, um dann bei den Amphibien und endlich bei den Amnioten, insbesondere den Säugern, sich in ähnlicher Weise zu wiederholen.

Ich habe aber in der Entwicklungsgeschichte der Unke noch eine weitere Bedeutung jenes vielgenannten Lebergekröses zur Sprache gebracht, auf welche ich die Aufmerksamkeit wieder lenken möchte. Ich meine seine Beziehungen zur Bildung eines Zwerchfells (Nr. 4 S. 803). Die beiden Parietalgekröse, welche vom Venensack des Herzens und vom Vorderrande der Leber jederseits unter dem von der Lunge eingenommenem Raume zur Leibeswand ziehen (a. a. O. Fig. 311—313) und sich später nach hinten ausbreiten, stellen unzweifelhaft ein Rudiment einer ventralen Wand jedes Pleuralraums dar. Anderseits ist der freie Rand des dorsalen Lebergekröses, welches ja die Innenwand des rechten Pleuralraums bildet, schräg gegen die seitliche Bauchwand gekehrt und ihr später bis zur Berührung genähert; an älteren Tieren glaubte ich eine gewisse Wiederholung dieses Gekröses auch auf der linken Seite zu erkennen. Dieser Thatbestand veranlaßte mich zur Hypothese, daß die gleichen Bildungen bei den Säugern zum Abschluß der Pleuralhöhlen führen könnten, so daß die beiden hinteren Lebergekröse die zwei Seitenteile, die mit der Leber zusammenhängende Hinterwand des Herzbeutels das Zentrum des Zwerchfells herstellten.

Ich habe diese Vorstellung wie gesagt nur als Hypothese betrachtet, möchte aber hier die Gelegenheit wahrnehmen, ein Entwicklungsstadium von wirklichen Pleuralsäcken bekannt zu geben, welches mir jene Hypothese mit geringen Abweichungen zu bestätigen scheint. An einem 25 cm langen Krokodilfoetus finde ich den rechten Pleuralsack bereits geschlossen, den linken noch offen (Holzschnitt). Jener erstreckt sich vom rechten Herzohr über die ganze Außenseite des rechten Leberlappens bis zu dessen hinterem Ende und ist dorsal- und medianwärts durch eine Befestigung desselben Leberlappens an der Rückenwand abgeschlossen, welche schräg von der Herzgegend nach hinten und außen zieht. Nach allem kann diese Befestigung nur durch ein langausgedehntes Hohlvenengekröse ausgeführt sein. Auf der linken Seite ist nun ein ähnliches Lebergekröse vorhanden, welches am Hinterende des linken Leberlappens mit freiem Rande nach hinten und außen ausläuft. Links vom Herzen zieht ein dreieckiges Gekröse von ihm zur seitlichen Leibeswand, dessen freier nach hinten schauender Rand bei der Ansicht vom Bauch her eben noch das Vorderende des linken



Geöffnete Brust-Bauchhöhle eines Krokodilfoetus;

h Herz, *l* Leber, *m* Magen, *g* Gallenblase, *pl* rechter Pleuralsack, *pl'* linke Pleuralhöhle, *d* linke Lunge, *lk* rechtes Lebergekröse, *lk'* linkes Lebergekröse.

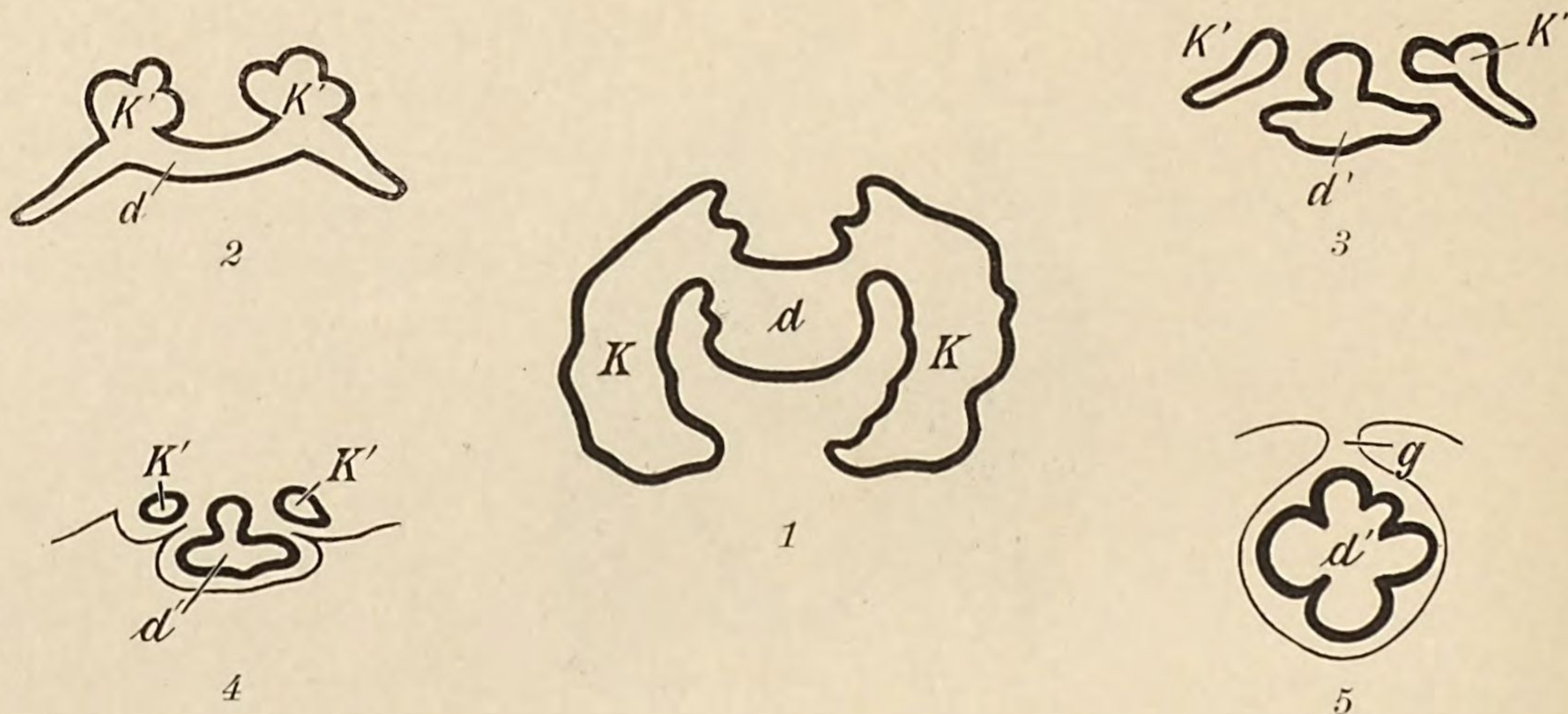
Leberlappens und die aus der Tiefe des Pleuralraums kaum hervorschauende linke Lunge überdeckt. Nach Ursprung und Lage kann dies nur das linke Parietalgekröse sein. An älteren Föten ist die weite Öffnung zwischen den freien Rändern beider Gekröse und somit der linke Pleuralsack ebenso vollständig geschlossen wie der rechte.

Ich für meinen Teil zweifle nicht daran, daß dieser Schluß dadurch erfolgt, daß das Parietalgekröse nach hinten auswächst, dabei außen an der Leibeswand, innen an der Leber befestigt bleibt, bis es den Rand des hinteren Gekröses erreicht und mit ihm verwächst. Dann bildet das letztere allerdings, wie es in der früheren Hypothese hieß, die Innen- und Hinterwand des Pleuralsacks, während seine untere Wand von einer Fortsetzung des Parietalgekröses gebildet wird. Was aber für die linke Seite gilt, darf ebenfalls für die rechte angenommen werden.

Allerdings liegt hier bei den Krokodilen kein eigentliches Zwerchfell vor; man braucht sich aber nur die Ausdehnung der Pleuralsäcke nach hinten reduziert und namentlich die Leber von ihnen

abgeschnürt zu denken¹, um aus der Hinterwand und einem Teil der Innenwand der Pleuralsäcke die Seitenteile eines Zwerchfells hervorgehen zu sehen, deren Homologa bei den Krokodilen übrigens auch schon Muskelbündel aus der Leibeswand erhalten. Ein vergleichender Rückblick lehrt uns aber dann, daß das Zwerchfell der Amnioten aus Teilen hervorgeht, welche nicht nur bei den Amphibien, sondern selbst schon bei Neunaugen vorgebildet sind.

Freilich erübrigt hier noch die Frage zu erörtern, wo denn die Pleuralräume der Neunaugen zu suchen sind, deren Abschluß gegen die Bauchhöhle bei ihnen wenigstens vorbereitet sein soll. Ein Vergleich mit den Amphibien läßt darüber keinen Zweifel, daß die oberen Teile des Perikardialraumes der Neunaugen, wo jederseits zwischen der Speiseröhre und der Leibeswand die Kopfniere liegt, den Pleuralräumen der Amphibien homolog sind (Fig. 110. 118. 136. 137). Störend ist dabei nur der Umstand, daß das Herz bei den Neunaugen hinter dem Kiemendarm, bei den Amphibien



Querdurchschnitte des Kiemendarms *d* und der Speiseröhre *d'* von Ammocoetes, *k* die letzte Kiementasche, *k'* dorsale Divertikel derselben, *g* Gekröse.

unter demselben entsteht, was eben den vollständigen Zusammenfluß des Perikardialraums und der Pleuralräume bei den ersteren und die ursprüngliche Trennung derselben bei den Amphibien zur Folge hat. Würde das Herz der Neunaugen unter den Kiemendarm vorrücken, so wäre der letztere die Decke, die mit vorgeschobene Leber die Hinterwand des Herzbeutels wie bei allen Wirbeltieren, und die Pleuralhöhlen befänden sich dann genau in derselben Lage wie bei den Amphibien.

Für diese Ansicht spricht bei den Ammocoeten — denn die metamorphosierten Neunaugen lasse ich als in vielen Hinsichten eigentümlich abweichende und sogar rückgebildete Formen hier außer Betracht — noch ein besonderer Umstand. Bei der Untersuchung der Atemorgane der Amphibienlarven habe ich bekanntlich ihre Innen- oder „Darmkiemen“ sehr scharf von den „Außenkiemen“ getrennt, und als Homologa der ersteren nur die Kiemensäcke der Cyklostomen angenommen (a. a. O. S. 739. 743), was jetzt, bei der Kenntnis der Entwicklung der letzteren, mir gar nicht mehr

¹ Als Vorbild dafür nenne ich die embryonale Leber der Amphibien, welche mit ihrer ganzen Breite die Hinterwand des Herzbeutels bildet (a. a. O. Fig. 313), später aber größtenteils frei in der Leibeshöhle liegt.

anfechtbar erscheint. Ich habe damals ferner die „Hypothese“ aufgestellt, daß die Lungen, zunächst der Amphibien, Homologa jener Darmkiemen seien, welche im unmittelbaren Anschluß an das letzte Kiemenpaar aus dem Vorderdarm nach außen hervorwachsen, nachdem um ihn herum bereits die Leibeshöhle (Pleuralhöhlen) gebildet war, und daher die abweichende Entwicklung erfuhren (a. a. O. S. 744). Ich finde nun schon bei ganz jungen Ammocoeten den dorsalen Hinterteil der letzten Kiementasche in eine wohlabgesetzte Bucht verwandelt, welche gerade den nach hinten in den Pleuro-Perikardialraum vorragenden Teil der ganzen Kiementasche einnimmt (S. 59) und mit dem Eingang in die Speiseröhre breit zusammenhängt (vgl. Fig. 137). An etwas älteren Ammocoeten ist der über die Kiementasche vorgeschobene obere Zipfel jenes Leibesraumes zurückgebildet, die Kiemenbucht also an der Decke zu suchen. Dort findet man sie in einen schlauchförmigen Divertikel verwandelt, welcher neben dem Anfangsteil der Speiseröhre eine Strecke weit nach hinten zieht und dann blind endet (Holzschnitt S. 88).

Bei der großen Verwandtschaft der Amphibien und Neunaugen gerade im Kiemensystem darf man in jenen, in den Pleuralraum hineinragenden Divertikeln des letzten Kiemenpaars wohl Rudimente von Lungen (oder vielleicht auch von homologen Schwimmblasen?) erkennen, wodurch die obige Hypothese, sowie die Deutung des Pleuralraums der Neunaugen eine wesentliche Stütze erhält. Ist aber nach allen ausgeführten Vergleichen zwischen jenen beiden Vertebratengruppen — und ich werde noch weitere folgen lassen — nicht schon jetzt die Frage gestattet, ob es nicht richtiger wäre, dieselben auch im System näher zusammenzustellen, als die Neunaugen noch immer einfach zu den Fischen zu rechnen?

Litteratur-Verzeichnis.

1. VAN BAMBECKE, Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les Urodèles. Extr. d. Bull. de l'Acad. r. de Belgique. 2. S. T. L. 1880.
2. BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie II. 1881.
3. CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch 3. 1877.
4. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
- 4a. — Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. M. SCHULTZES Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. V. 1869.
5. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. V. Über die Entwicklung der Wirbelsäule bei Teleostiern und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. XV.
6. — Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Vergleichender Teil.
7. — Dasselbe. III. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis.
8. — Dasselbe. IV. Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata.
- 8a. — Über die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis. Zoologischer Anzeiger Nr. 275. 1888.
9. HATSCHKE, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arb. a. d. Zoolog. Instit. d. Univ. Wien. IV. 1. 1881.
10. O. HERTWIG, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. (Studien zur Blättertheorie. V.)
11. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 1886.
12. — und R. HERTWIG, Die Coelomtheorie. (Studien zur Blättertheorie. IV.)
13. KUPFFER, Über die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Sitzungsberichte der math.-phys. Cl. der kgl. bayr. Akademie. München 1888.
14. LAMPERT, Zur Genese der Chorda dorsalis beim Axolotl. Erlangen 1883.
15. M. SCHULTZE, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. 1856.
16. O. SCHULTZE, Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. XLVII. 1888.
17. SHIPLEY, On some Points in the Development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXVII. 1888.
18. SCOTT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch. VII.
19. — und OSBORN, On the Early Development of the Common Newt. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XIX.
20. SEELIGER, Die Entwicklungsgeschichte der sozialen Ascidien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVIII. 1885.
21. BELLONCI, Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti della R. Accademia dei Lincei. 1883—1884.
22. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IX. Die Bedeutung der unpaaren Flosse u. s. w. Mitteilungen a. d. zoolog. Station zu Neapel. VI. Bd. 3. Heft. 1885.
23. DURHAM, Note on the Presence of a Neurenteric Canal in Rana. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. XXVI. 1886.
24. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrbuch. IV. Bd. 1878.
25. GASSER, Zur Entwicklung von Alytes obstetricans. Sitzungsberichte der Marburger Naturforschenden Gesellschaft. 1882.
26. HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrbuch. XIII. Bd.
27. — Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anatomischer Anzeiger. III. Jahrgang (1888). Nr. 32.
28. JOHNSON, On the Fate of the Blastopore and the Presence of a Primitive Streak in the Newt (Triton cristatus). Quart. Journal Micr. Sc. N. S. Vol. 24. 1884.
29. — Notes on the Development of the Newt (Triton cristatus). Ebend. Vol. 26. 1886.
30. KOWALEWSKY, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. SCHULTZES Archiv f. mikr. Anat. VII. Bd. 1871.

31. KOWALEWSKY, OWSJANNIKOW und WAGNER, Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bulletin de la classe physico-mathém. d. l'Acad. Imp. d. sc. St. Pétersbourg. Tom. XIV. 1869.
32. J. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. IV. Über das Gefäßsystem. V. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abhandlungen der Königl. Akad. d. Wiss. Berlin 1841. 1845.
33. W. MÜLLER, Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyklostomen. 1875.
34. OWSJANNIKOW, Zur Entwicklungsgeschichte des Flufsneunauges. Mélanges biologiques tir. d. Bulletin de l'Acad. Imp. d. sc. St. Pétersbourg. Tom. XIII. 1889.
35. RABL, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. XII. Bd.
36. RATHKE, Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (*Ammocoetes branchialis*) und des kleinen Neunauges (*Petromyzon Planeri*). Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig. II. 2. 1827.
37. ROSENBERG, Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Diss. Dorpat 1867.
38. SCHANZ, Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. XXI. Bd. 1887.
39. SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 1879.
40. SPENCER, Some Notes on the Early Development of *Rana temporaria*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. XXV. 1885.
41. STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. 1854.
42. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1883.
43. ZIEGLER, Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*. Diss. Freiburg 1882.
44. — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. XXX. Bd.

Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i>	After	<i>l</i>	Leber
<i>ad</i>	Afterdarm	<i>lh</i>	Leibeshöhle
<i>al</i>	Außenlippe des Prostoma	<i>lv</i>	Lebervenen
<i>am</i>	Arteria mesenterica	<i>m</i>	Mundbucht
<i>ao</i>	Aorta	<i>med</i>	Medullarleiste, -rohr
<i>ap</i>	Außenplatte der Mesomeren	<i>med'</i>	Medullarrinne
<i>bs</i>	Bauchseite des Embryo	<i>mes</i>	Mesodermplatten, Mesomeren
<i>c</i>	Zentralhöhle der Mesodermplatten und Mesomeren	<i>mh</i>	Mittelhirn
<i>ch</i>	Chorda	<i>mp</i>	Muskelplatte der Mesomeren
<i>d</i>	dorsales Darmblatt	<i>n</i>	Anlage der Geruchsgruben und des Nasensacks
<i>dc</i>	linker, <i>dc'</i> rechter Ductus Cuvieri	<i>nu</i>	neurenterischer Umschlag, Strang, Kanal
<i>dh</i>	Urdarmhöhle	<i>ob</i>	Oberhaut
<i>dh'</i>	sekundäre Lichtung des Mitteldarms	<i>p</i>	Parietalblatt
<i>dl</i>	linke, <i>dl'</i> rechte Darmlebervene	<i>per</i>	Perikardium
<i>ek</i>	Ektoderm	<i>pr</i>	Prostoma
<i>end</i>	Endokardium	<i>pr'</i>	Prostomialnaht (Primitifstreif)
<i>ent</i>	dorsales Entoderm	<i>rs</i>	Rückenseite des Embryo
<i>ent'</i>	ventrales Entoderm (Darmblatt)	<i>rw</i>	Randwulst (Gastrulation)
<i>ep</i>	Epiphyse	<i>s</i>	Schwanzflosse
<i>g</i>	Gekrösefalten	<i>sch</i>	Subchordalstrang
<i>g'</i>	Gekröse	<i>sd</i>	Schwanzdarm
<i>gl</i>	Gallenblase	<i>sf</i>	Spiralfalte des Darms
<i>gl'</i>	Gallengang	<i>sin</i>	Sinus venosus des Herzens
<i>h</i>	Hirn	<i>sp</i>	submesodermale Spalte
<i>hh</i>	Hinterhirn	<i>spl</i>	Seitenplatte
<i>hz</i>	Herz	<i>st</i>	linke, <i>st'</i> rechte Stammvene
<i>hz'</i>	Herzhöhle	<i>sv</i>	Subintestinalvene
<i>il</i>	Innenlippe des Prostoma	<i>ta</i>	Truncus arteriosus
<i>j</i>	linke, <i>j'</i> rechte Jugularvene	<i>tr</i>	Wimpertrichter der Kopfniere
<i>ji</i>	Vena jugularis impar	<i>v</i>	Visceralblatt
<i>kh</i>	Keimhöhle	<i>vd</i>	Vorderdarm
<i>kn</i>	Kopfniere	<i>vd'</i>	Speiseröhre
<i>kn'</i>	Kopfnierengang	<i>vh</i>	Vorderhirn
		<i>vp</i>	Pfortader.

Grau bedeutet durchweg ektodermale, gelb auf Taf. I—VII entodermale (enterodermale und mesodermale) Teile, auf Taf. VIII und IX das Darmblatt allein.

Tafel I.***Petromyzon fluviatilis*, Mediandurchschnitte in gleicher Vergrößerung.**

- Fig. 1. Blastula im ersten Beginn der Gastrulation.
 Fig. 2.—4. Weitere Stufen der Gastrulation (1. Periode). In Fig. 1—3 ist die dünne Decke der Keimhöhlendecke eingesunken.
 Fig. 5. Fertige Gastrula (2. Periode).
 Fig. 6. Verlängerter Embryo (3. Periode).
 Fig. 7. Embryo der 4. Periode.
 Fig. 8. Embryo der 5. Periode.
 Fig. 9. Embryo der 6. Periode.
 Fig. 10.—12. Reife Embryonen und Larven der 7. Periode; *x* Übergang des Medullarrohrs in den Schwanzdarm (neurenterischer Strang).

Tafel II.***Petromyzon fluviatilis*, Querdurchschnitte in gleicher Vergrößerung.**

- Fig. 13. Mitte des Urdarms in der 1. Periode (vgl. Fig. 3).
 Fig. 14. Dasselbe von einem etwas älteren Embryo (vgl. Fig. 4).
 Fig. 15. Dasselbe aus der 2. Periode (vgl. Fig. 5).
 Fig. 16—18. Querdurchschnitte eines etwas älteren Embryo derselben Periode, Fig. 16. dicht vor dem Prostoma, Fig. 17. aus der Mitte, Fig. 18. aus der Vorderhälfte des Rumpfes; *k* Grenzkerben zwischen Chordaanlage und Mesodermplatten.
 Fig. 19—24. Querdurchschnitte eines noch älteren, mit einer Medullarrinne versehenen Embryo derselben Periode, Fig. 19. dicht vor dem Prostoma, Fig. 20—22. aus der Hinterhälfte, Fig. 23. aus der Mitte des Rumpfes, Fig. 24. aus dem Kopfende.
 Fig. 25. Mitte des Rumpfes aus der 3. Periode (vgl. Fig. 6).
 Fig. 26. Vorderhälfte, Fig. 27. Mitte des Rumpfes eines etwas älteren Embryo derselben Periode.
 Fig. 28. Mesomerenbildung aus einem Sagittaldurchschnitt eines Embryo der 5. Periode (vgl. Fig. 8).

Tafel III.***Petromyzon fluviatilis*, die Querdurchschnitte in gleicher Vergrößerung.**

- Fig. 29—33. Querdurchschnitte eines Embryo der 4. Periode (vgl. Fig. 7), Fig. 29. aus dem vordersten Kopfende, Fig. 30 bis 33. aus der mittlern und hintern Kopfgegend.
 Fig. 34. 35. Aus der Mitte des Rumpfes eines gleich alten Embryo mit zwei Entwicklungsstufen der Chorda.
 Fig. 36. Querdurchschnitt aus der hintern Kopfgegend eines älteren Embryo mit beginnender Abschnürung des Hirns.
 Fig. 37. Sagittaldurchschnitt eines Embryo der 4.—5. Periode (vgl. Fig. 7 und 8), um den Fortschritt der Mesomerenbildung zu zeigen.

Tafel IV.***Petromyzon fluviatilis*.**

- Fig. 38. 39. Querdurchschnitte durch das Schwanzende eines Embryo der 4. Periode (vgl. Fig. 29—35), Fig. 38. dicht vor dem Prostoma, Fig. 39. durch das Prostoma.
 Fig. 40. 41. Querdurchschnitte durch die dorsale Lippe des Prostoma eines wenig älteren Embryo.
 Fig. 42. Sagittaldurchschnitt durch das Kopfende eines Embryo der 4. Periode; *k* Kopfbeugestelle des Darmblatts, *z* Zusammenhang des ersten Mesoderms mit dem Darmblatt.
 Fig. 43. 44. Sagittaldurchschnitte des Kopfes eines wenig älteren Embryo, Fig. 43. näher der Medianebene, Fig. 44. weiter lateralwärts. *k* und *z* wie in Fig. 42.

Tafel V.**Querdurchschnitte durch Amphibienembryonen.**

- Fig. 45—52. *Triton taeniatus*.
 Fig. 45. Embryo mit indifferentem Entoderm.
 Fig. 46. Das dorsale Entoderm mit einschichtigem medianen Streifen *k*.

- Fig. 47—52. Durchschnitte eines etwas älteren Embryo, Fig. 47 und 48 aus der Kopfgegend, Fig. 49—51 aus der Rumpfgegend, Fig. 52 dicht von dem Prostoma.
 Fig. 53—55. Mitte des Rumpfes von *Bombinator igneus* in drei Altersstufen, Fig. 53 mit beginnender Absonderung des kontinuierlichen dorsalen Darmblatts, Fig. 54. Fortschritt dieser Sonderung, sowie diejenige von Chorda und Mesodermplatten, Fig. 55. weiteres Stadium mit den Grenzen ** des ursprünglichen Darmblatts *d* und des accessorischen medianen Darmblattstückes *d'*.

Tafel VI.

Petromyzon fluviatilis, die Fig. 56—64, 67, 68, 71—74 in gleicher Vergrößerung.

- Fig. 56—68. Querdurchschnitte des Rumpfes.
 Fig. 56. Mitte des Rumpfes, 5. Periode.
 Fig. 57. Hintere Rumpfhälfte, 6. Periode; in der Seitenplatte treten die großen Zellen hervor.
 Fig. 58. Dicht hinter der Mitte des Rumpfes, Anfang der 7. Periode.
 Fig. 59. Weiter hinten von einem gleich alten Embryo; die großen Zellen der Seitenplatte auffallend.
 Fig. 60. Anfang des Afterdarms von einem etwas älteren Embryo; *kn'* strangförmiges Ende des Kopfnierengangs, *z* seine Mündung in den Darm.
 Fig. 61. Mitte des Rumpfes eines ähnlichen Embryo.
 Fig. 62. Hintere Hälfte eines gleichen Rumpfes; auffallend große Zellen in der Seitenplatte.
 Fig. 63. Mitte des Rumpfes eines älteren Embryo, *x* die in Keimzellen übergehenden großen Zellen.
 Fig. 64. Weiter hinten, *x* wie vorher.
 Fig. 65. Stärker vergrößertes Bild von *x* in Fig. 64.
 Fig. 66. Keimzelle *x* von einer jungen Larve in stärkerer Vergrößerung.
 Fig. 67. Mitte des Rumpfes eines älteren Embryo.
 Fig. 68. Weiter hinten, von demselben Embryo.
 Fig. 69, 70. Zwei Stadien der Mitteldarmbildung in Mediandurchschnitten (7. Periode).
 Fig. 71—75. Mediandurchschnitte durch das Schwanzende, Fig. 71 aus der 3. Periode, Fig. 72 aus der 4. Periode, Fig. 73 aus der 6.—7. Periode, Fig. 74 und 75 aus der 7. Periode.

Tafel VII.

Petromyzon fluviatilis.

- Fig. 76—79. Querdurchschnitte, rechtwinkelig zur Achse, durch die Schwanzgegend einer wenig älteren Larve als die für Fig. 74 benutzte. Fig. 76 zeigt die Wurzel des Schwanzdarms *sd'*, in Fig. 78 ist der Medullarstrang verschwunden, in Fig. 79 das Ende des Schwanzdarms vom Afterdarm vollkommen getrennt.
 Fig. 80. Querdurchschnitt durch den Afterdarm einer etwas älteren Larve (vgl. Fig. 75).
 Fig. 81. Querdurchschnitt durch den Schwanz derselben Larve.
 Fig. 82. Ähnlicher Durchschnitt einer merklich älteren Larve; *gf* Gefäße, welche den Schwanzdarm zwischen sich fassen.

Bombinator igneus.

- Fig. 83—85. Mediandurchschnitte der Schwanzgegend von drei aufeinanderfolgenden Embryonalstufen; die außerhalb der Schnitte liegenden Lippen des Prostoma (*il*, *al*) sind durch punktierte Linien angedeutet, *nu'* der ursprüngliche neurenterische Umschlag als Boden des späteren Kanals.
 Fig. 86—89. Querdurchschnitte, senkrecht zur Aorta, durch das Schwanzende eines Embryo vor dem Schluß des Medullarrohrs; Fig. 86 schneidet noch den ursprünglichen neurenterischen Umschlag *nu'*, Fig. 87 den neurenterischen Kanal, Fig. 88 den Schwanzdarm, Fig. 89 den unteren Rand des Prostoma und des künftigen Afters.

Pelobates fuscus.

- Fig. 90, 91. Mediandurchschnitte durch das Schwanzende zweier Embryonen; die Lippen des Prostoma sind wie in Fig. 83—85 angedeutet.
 Fig. 92. Querdurchschnitt, senkrecht auf die Prostomanäht.

Triton.

- Fig. 93. Mediandurchschnitt durch das Schwanzende eines Embryo von *Triton taeniatus*, *nu'* der ursprüngliche neurenterische Umschlag, *nu* Rudiment des neurenterischen Kanals, *pr'* Prostomanäht.
 Fig. 94. Gleicher Schnitt von einem etwas älteren Embryo von *Triton cristatus*, *nu* indifferenter Endknopf der dorsalen Anlagen (vgl. S. 46), *x* hautlippenartiges Ende der Prostomanäht.

Tafel VIII.

Petromyzon fluviatilis, alles in gleicher Vergrößerung;

dunkelbraun die Seitenplatte und ihre Erzeugnisse, hellbraun das interstitielle Bildungsgewebe, blau die Venen, rot die Arterien.

Fig. 95—97. Drei in kurzen Abständen von vorn nach hinten folgende Querdurchschnitte der Herzgegend eines Embryo der 5. Periode (vgl. Fig. 8); *x* Parietalgekröse der Seitenplatte.

Fig. 98—102. Gleiche Durchschnitte aus der 6. Periode.

Fig. 103—107. Durchschnitte eines wenig älteren Embryo, Fig. 103—105 aus der Herzgegend, Fig. 106 aus der Lebergegend, Fig. 107 weiter hinten; *x* Parietalgekröse.

Fig. 108. Sagittaldurchschnitt durch die Kopfniere (6. Periode).

Fig. 109. Dasselbe aus der 7. Periode.

Fig. 110. Querdurchschnitt durch die Herzgegend (7. Periode); *z* Kante, in welcher die Muskel- und die Außenplatte des Mesomers unten und außen zusammentreffen.

Fig. 111. Querdurchschnitt durch die Lebergegend desselben Embryo; *x* Parietalgekröse.

Fig. 112. Querdurchschnitt dicht hinter der Kiemengegend (7. Periode, vgl. Fig. 11), *x* Parietalgekröse.

Fig. 113. Hintere Lebergegend eines gleichen Embryo.

Fig. 115—117. Drei von vorn nach hinten folgende Querdurchschnitte durch die Lebergegend eines etwas älteren Embryo (vgl. Fig. 12).

Tafel IX.

Petromyzon fluviatilis, die Querdurchschnitte Fig. 118—130 in gleicher Vergrößerung;

die Farben wie auf Tafel VIII.

Fig. 118—123. Querdurchschnitte einer jungen Larve von der Herzgegend bis hinter die Leber (vorgeschrittene 7. Periode); *f* Gefäßknäuel der Kopfniere, *x* rechtes, *x'* linkes Parietalgekröse, *z* unterer Rand der Muskelplatte.

Fig. 124, 125. Lebergegend einer etwas älteren Larve.

Fig. 126. Durchschnitt durch die Mündung des Gallengangs von einer noch älteren Larve.

Fig. 127. Ein weiterer Schnitt derselben Larve.

Fig. 128. Lebergegend eines jungen Ammocoetes; *z* wie vorhin, *vf* ventrale Rumpfflosse.

Fig. 129, 130. Schnitte durch die Mündung des Gallengangs und durch die Spiralfalte des Darms von derselben Larve.

Fig. 131, 132. Die Blutbildung (*bl*) in zwei Querdurchschnitten hinter der Leber (Anfang der 7. Periode); *dh'* die untere hintere Bucht des Leberdarms (vgl. Fig. 10, 11).

Fig. 133. Oberes Stück eines Mesomers im Querdurchschnitt, mit Muskelfibrillen in den Muskelplättchen *mp'*, *mk* obere Kante des Mesomers.

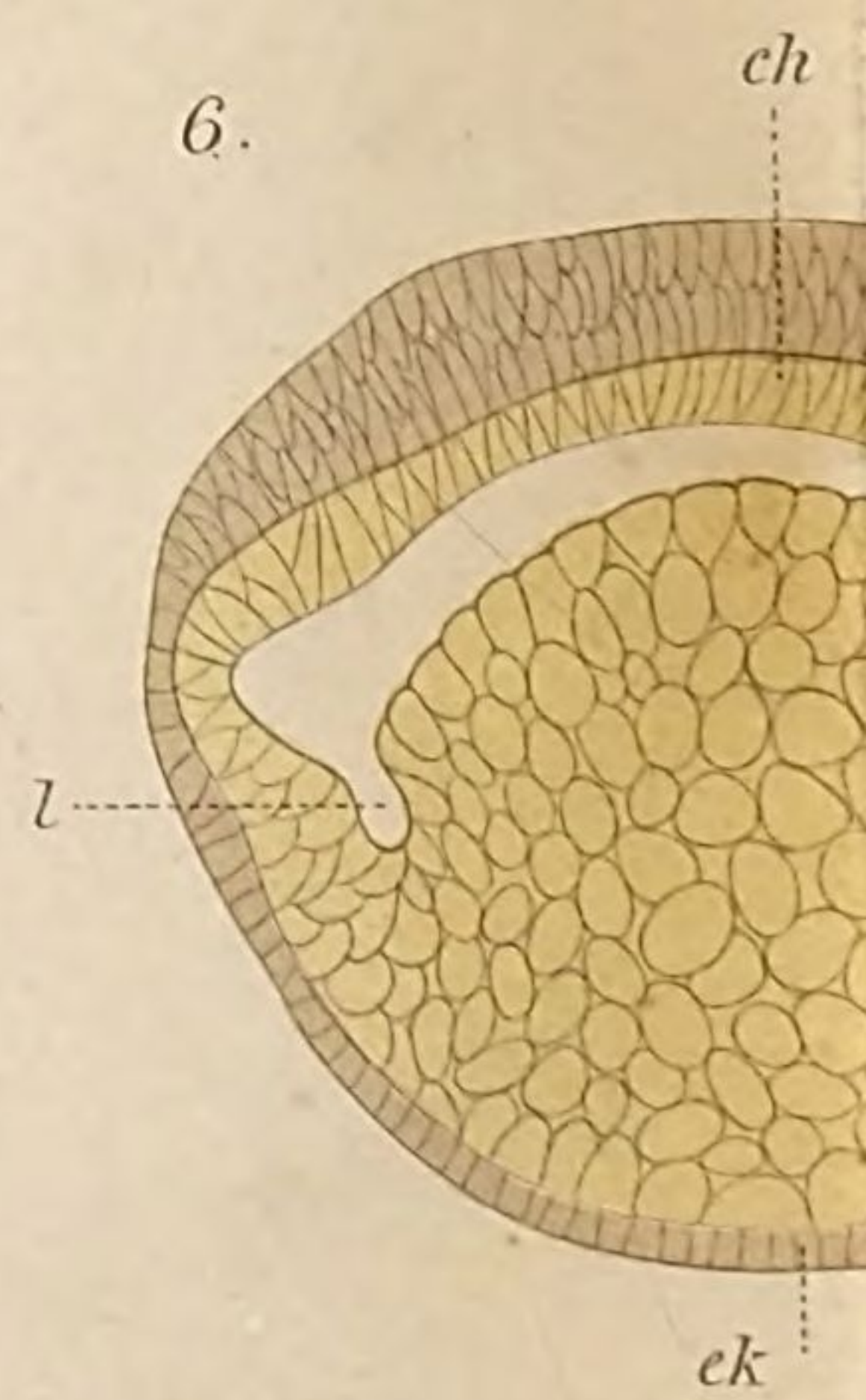
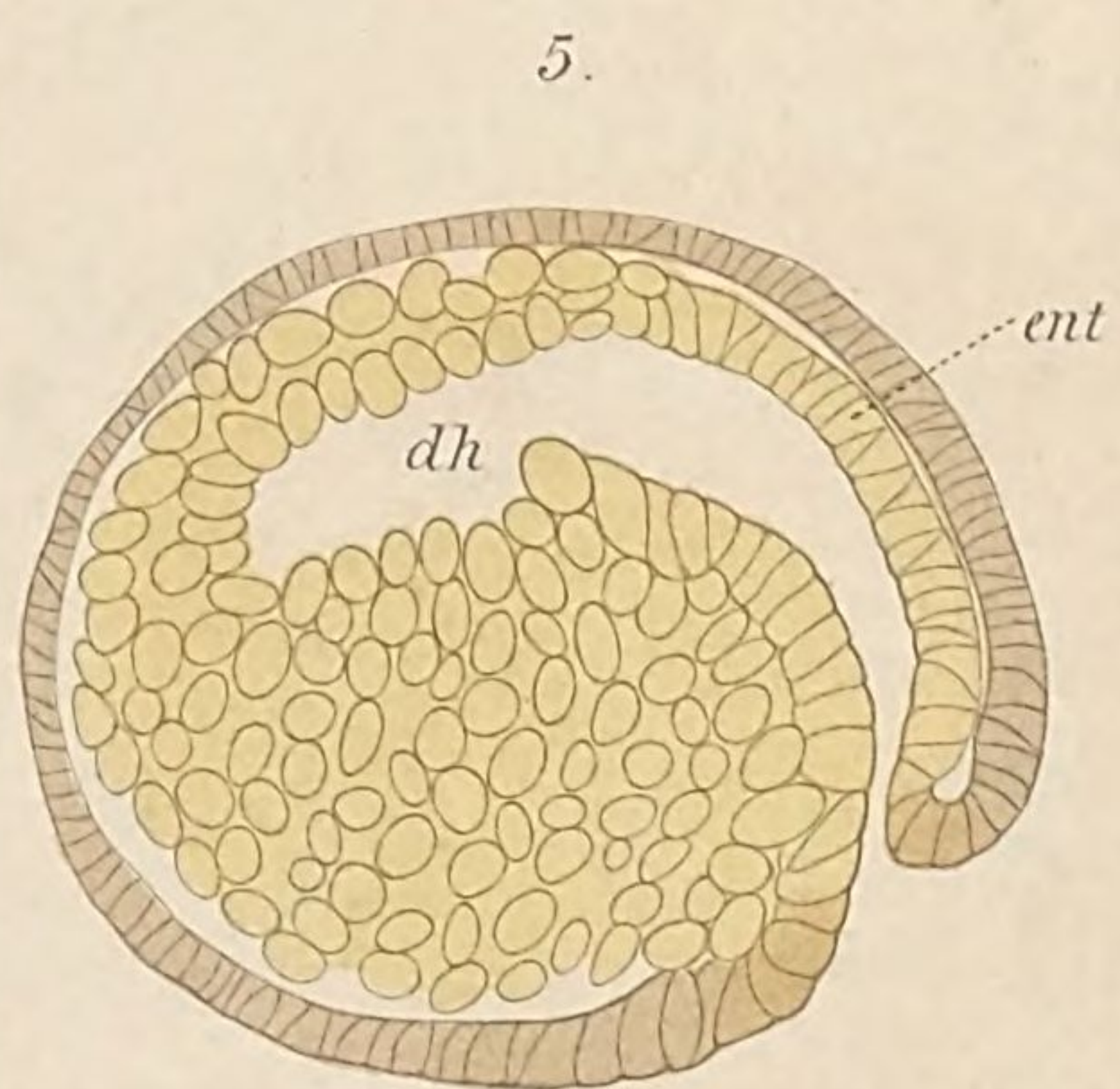
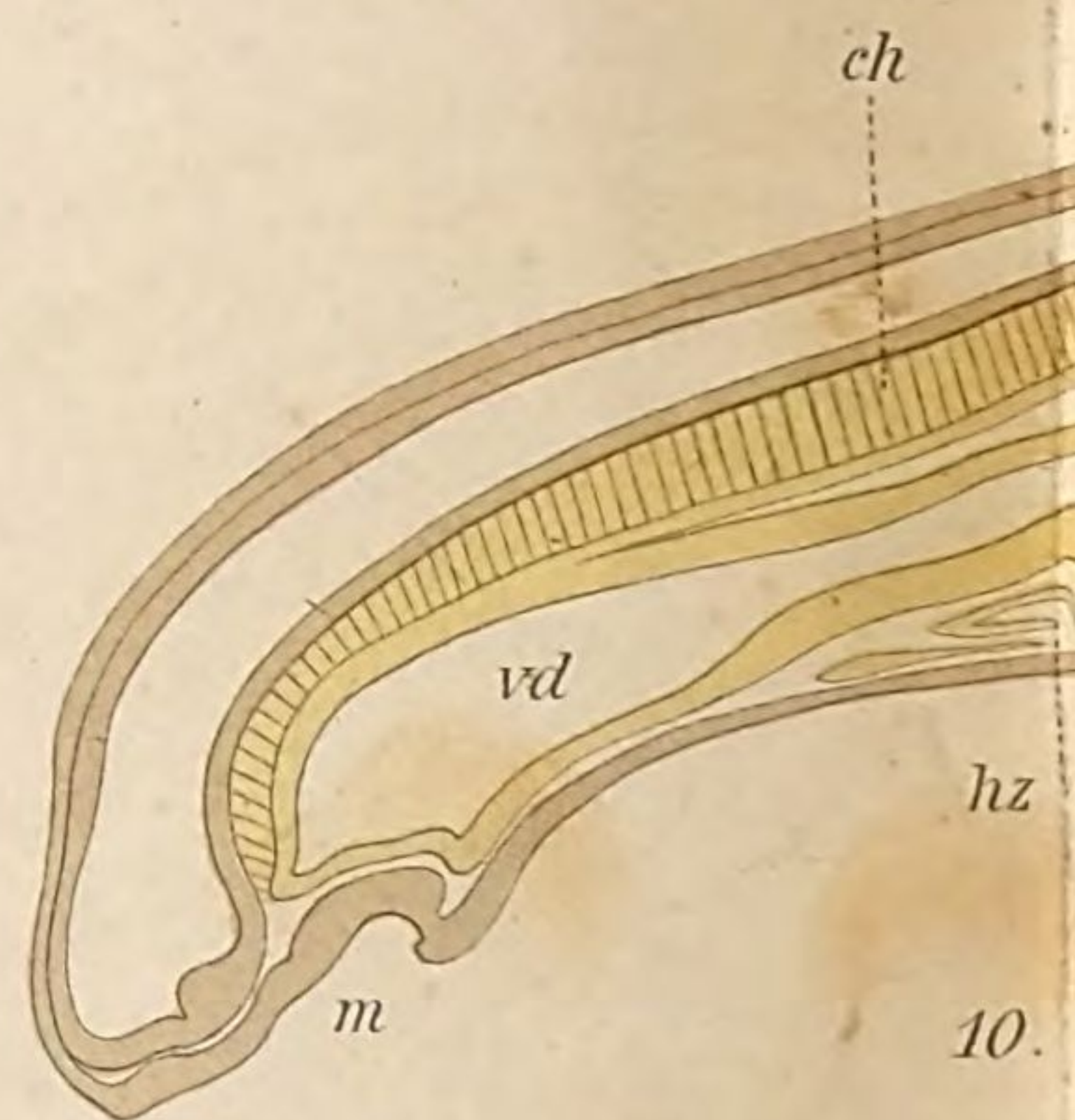
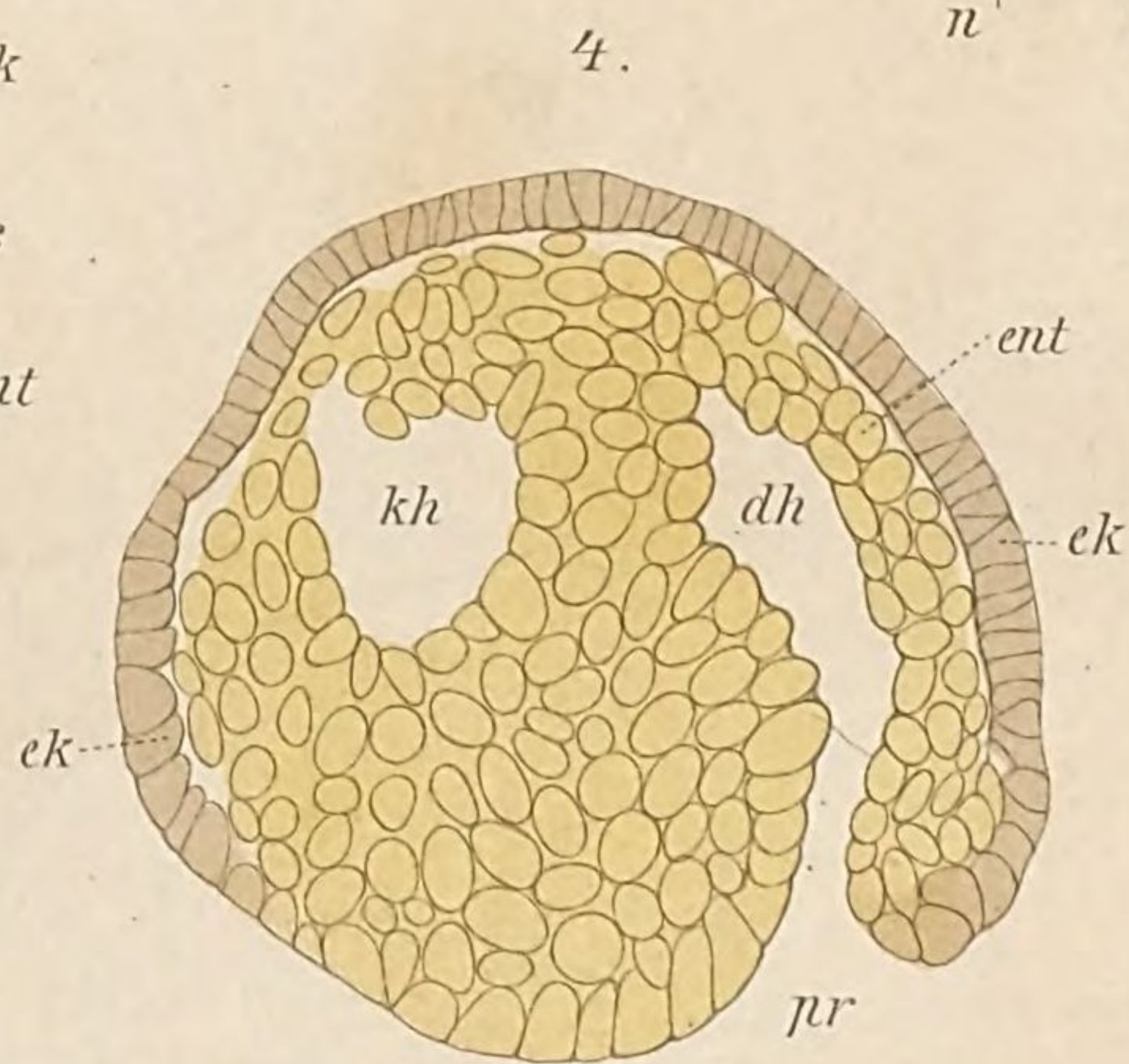
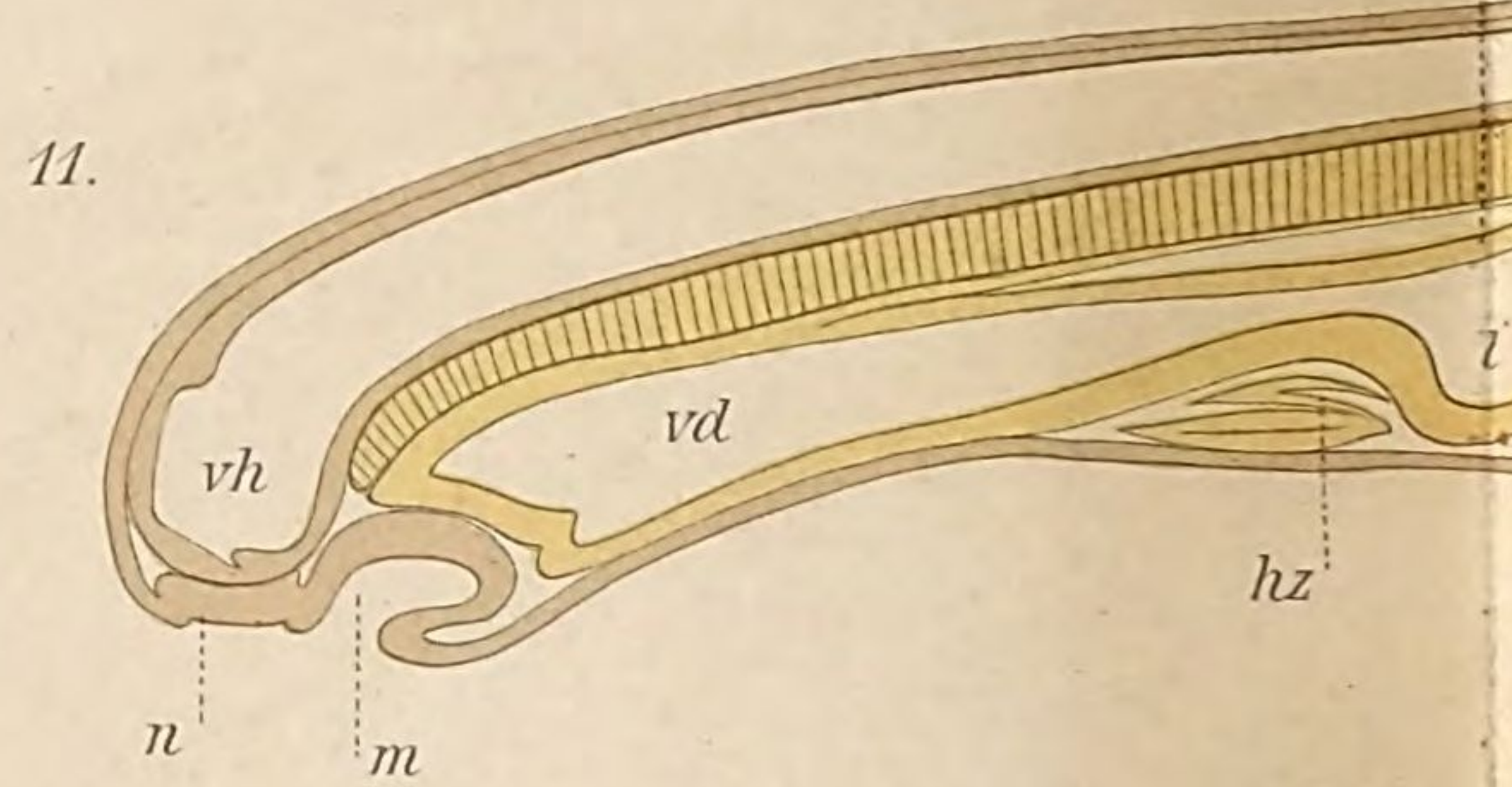
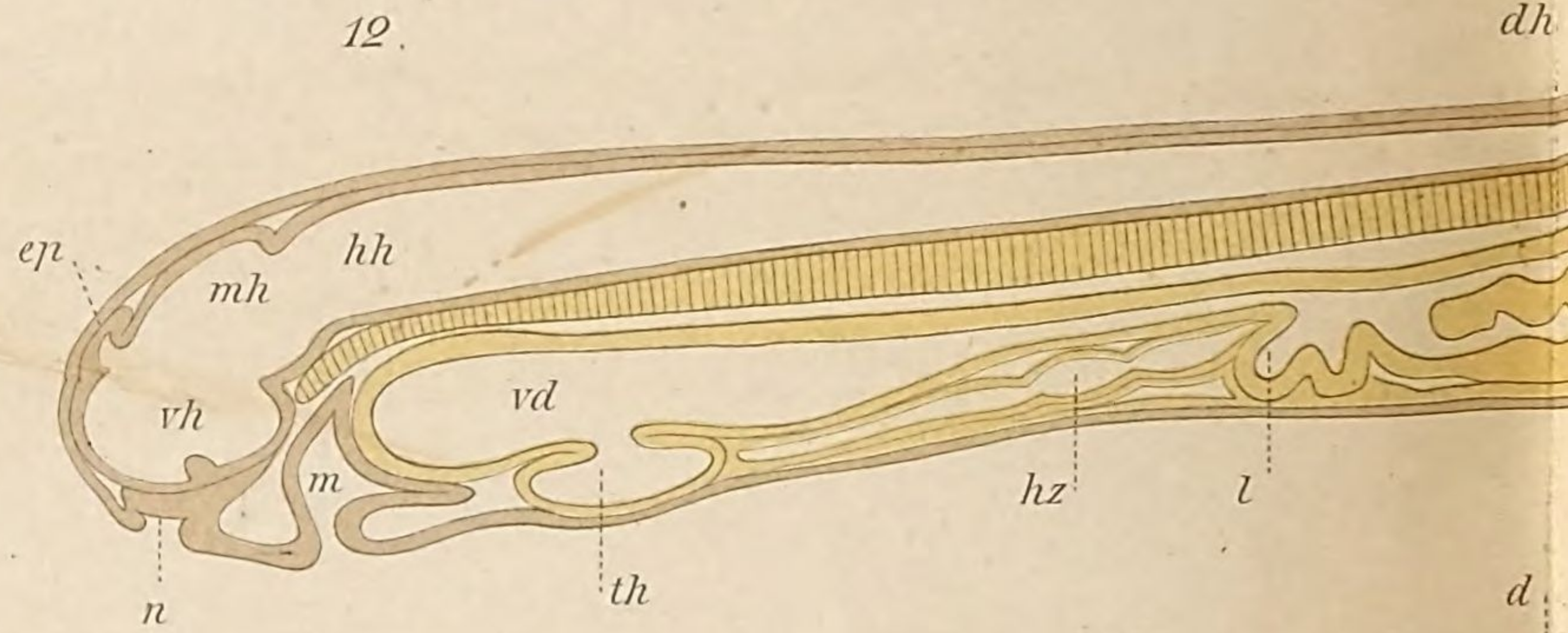
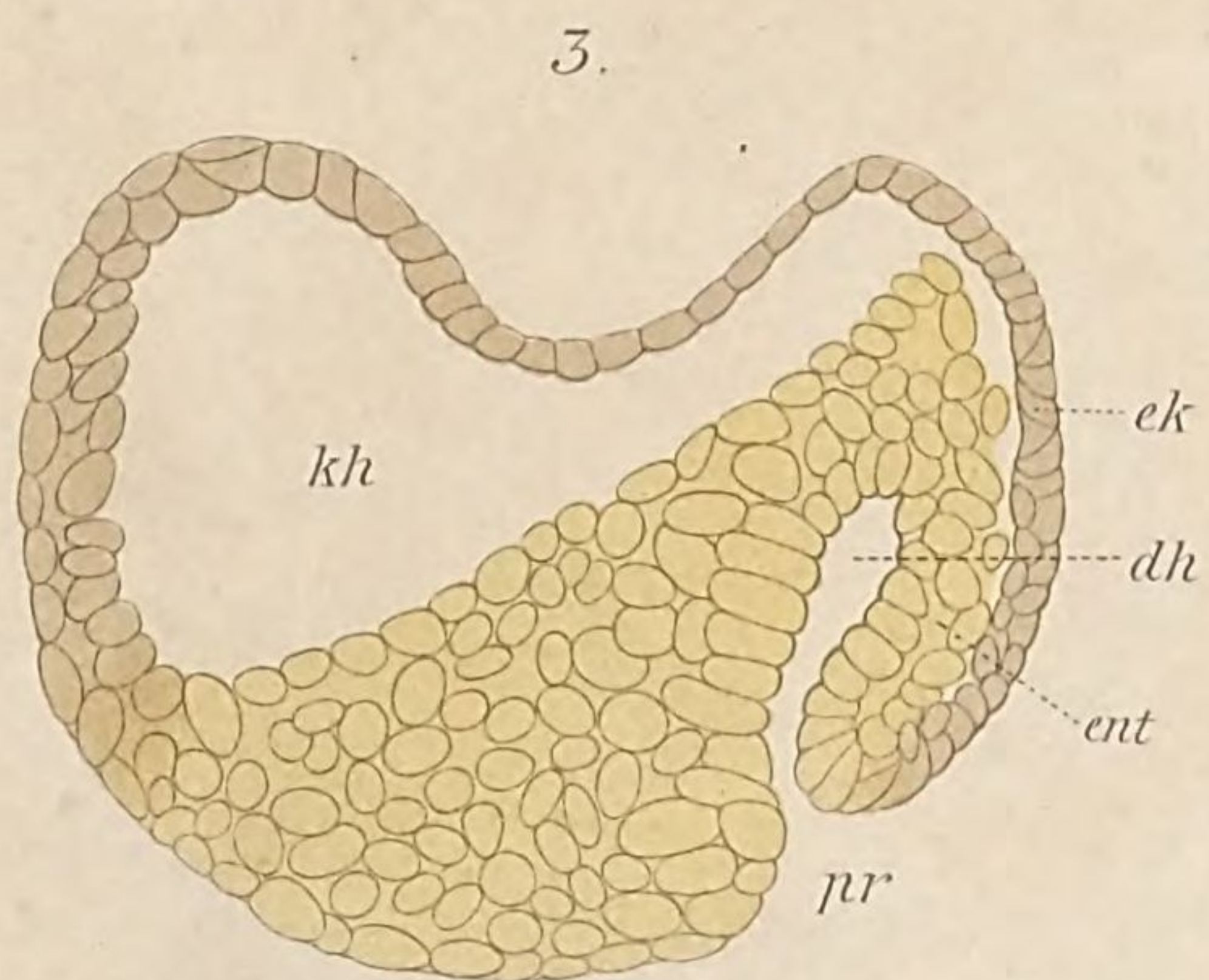
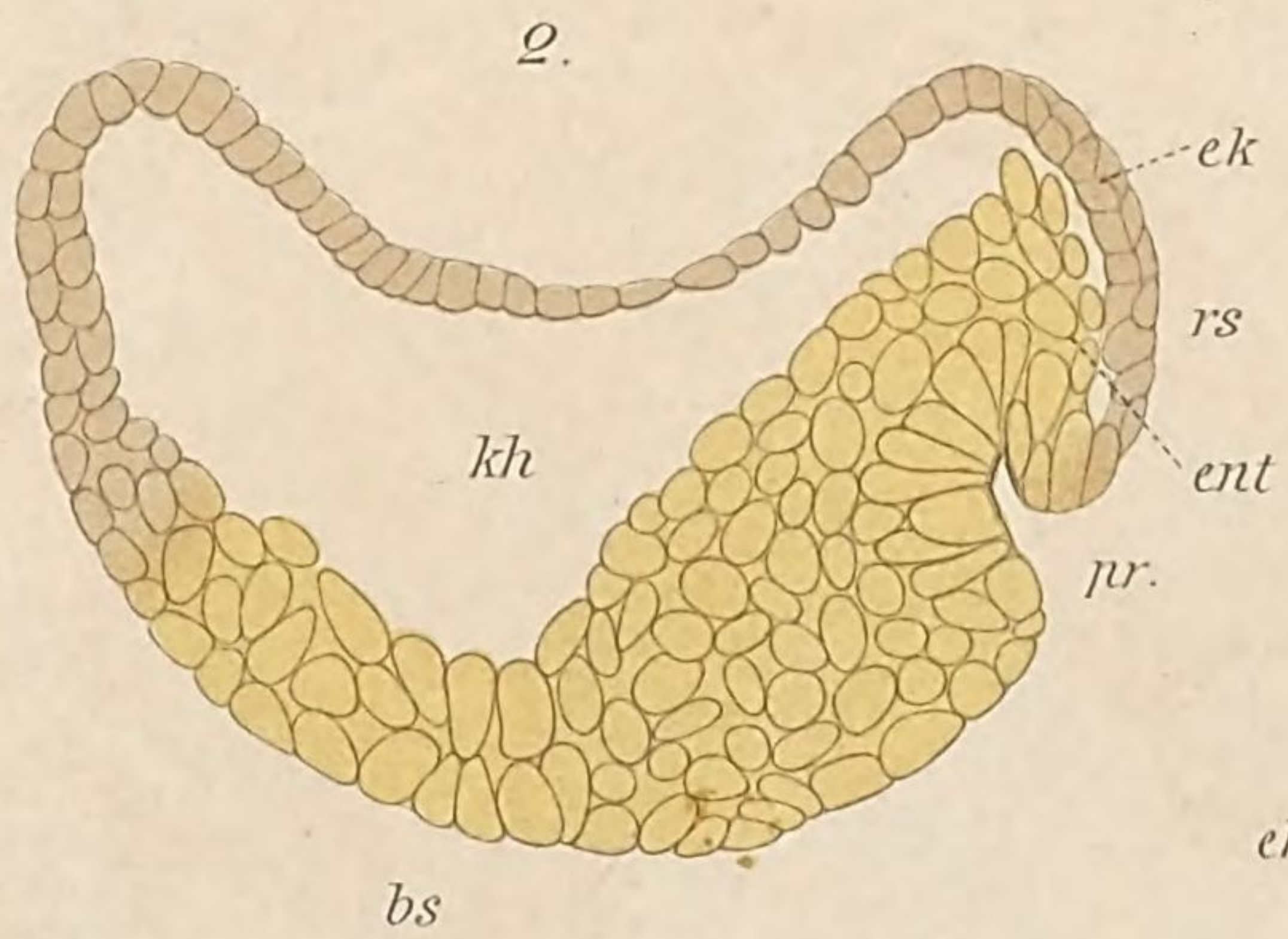
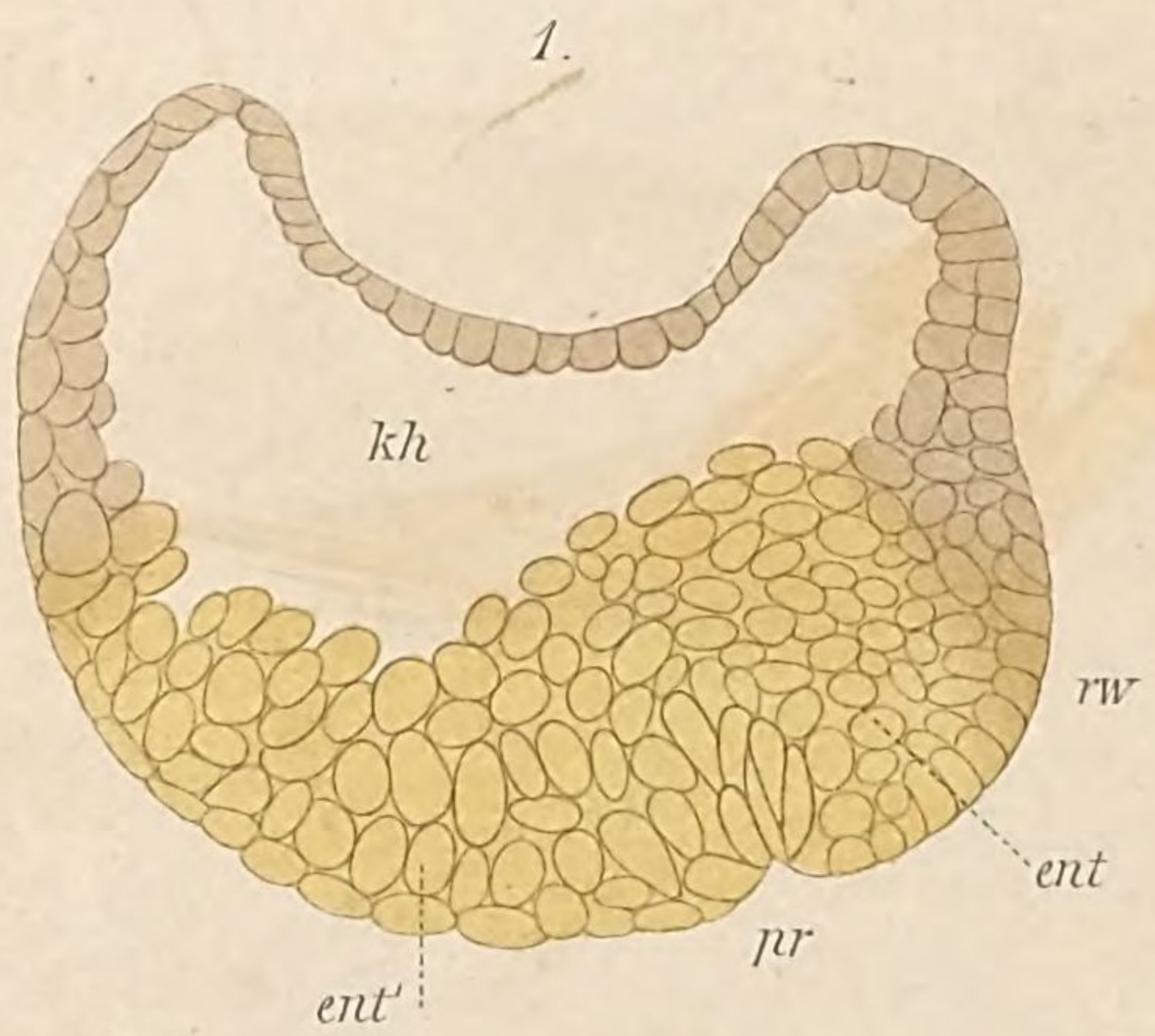
Fig. 134. Schnitt durch die Herzwand einer jungen Larve, stark vergrößert.

Fig. 135. Mediandurchschnitt durch die Herz-Lebergegend einer jungen Larve; *kd* Kiemendarm, *k* Herzkammer.

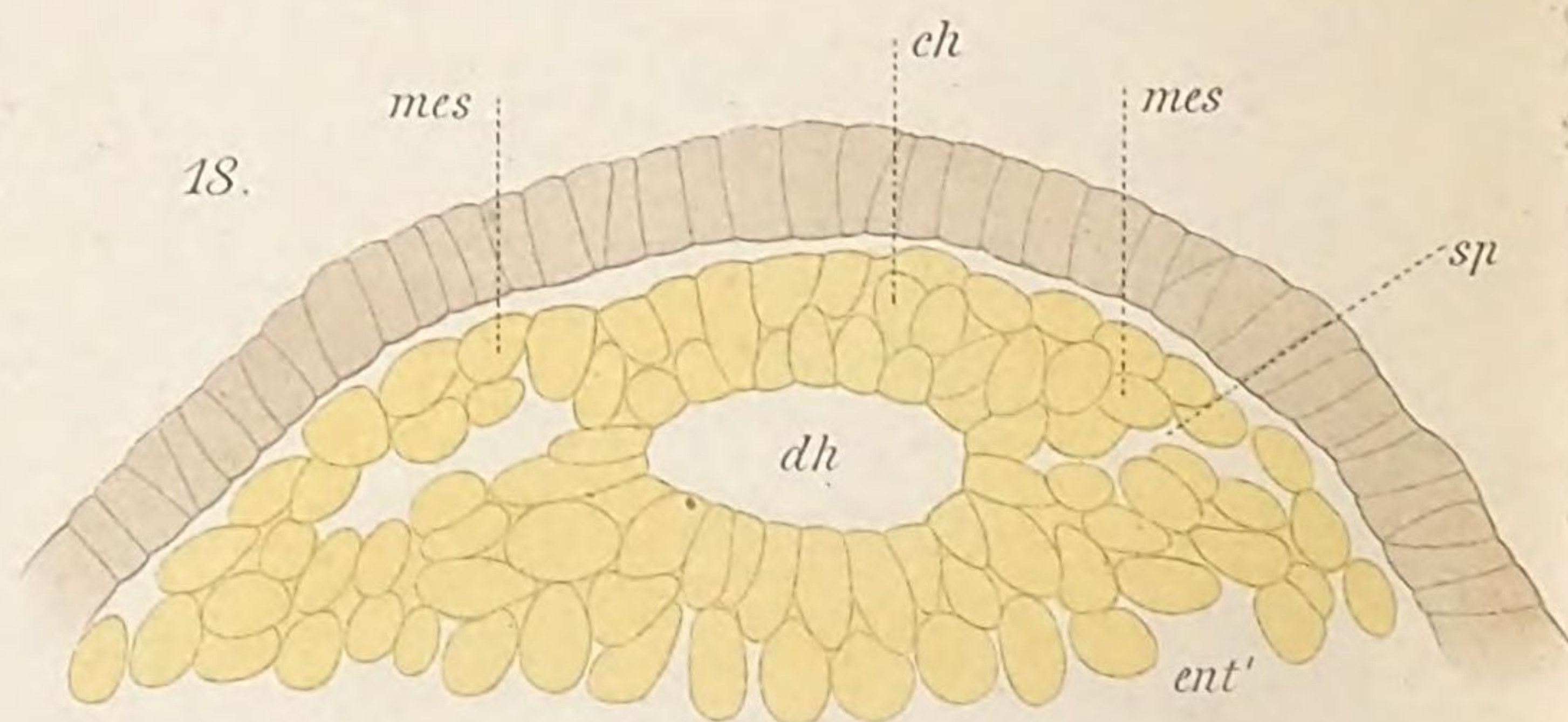
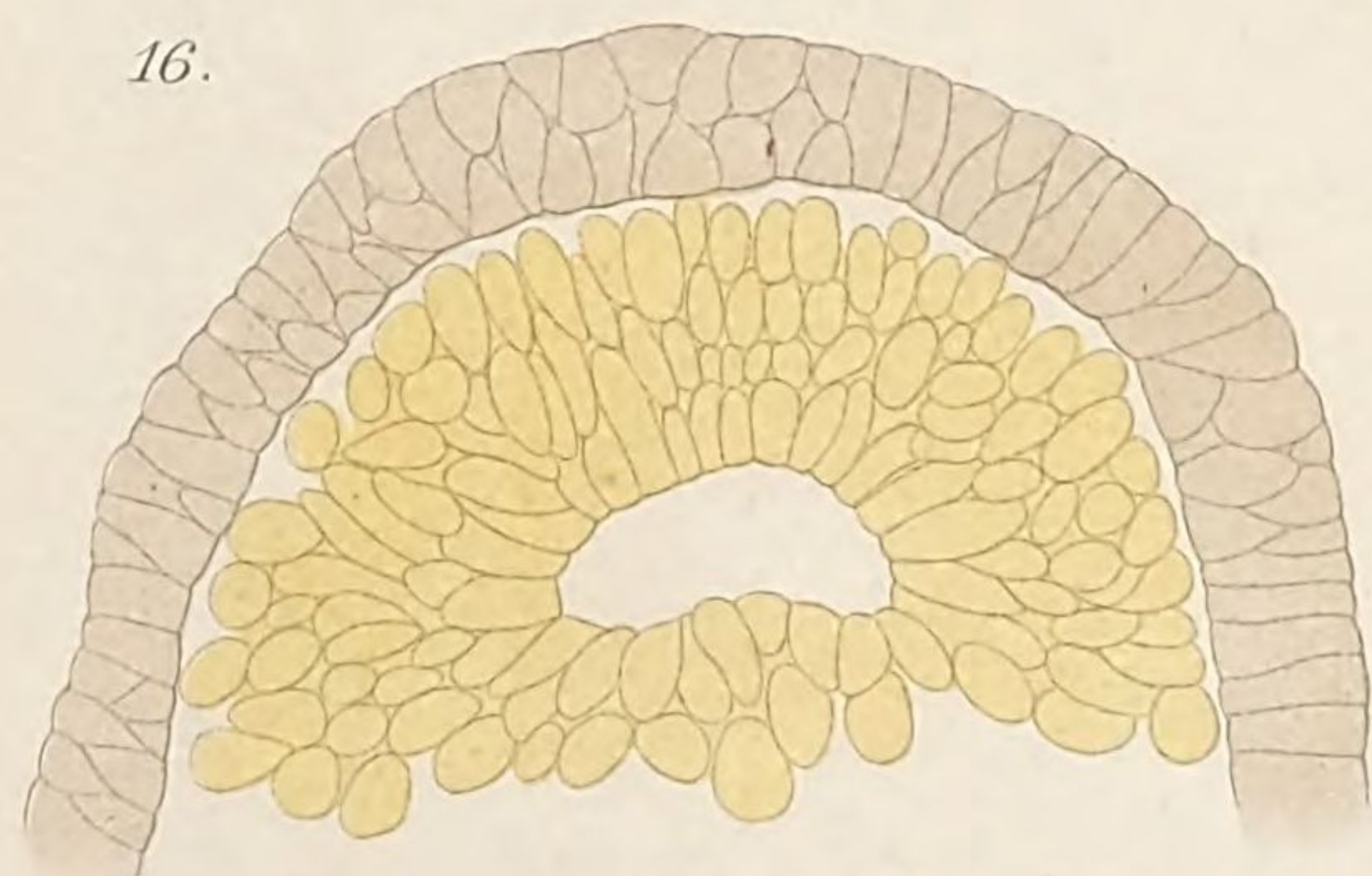
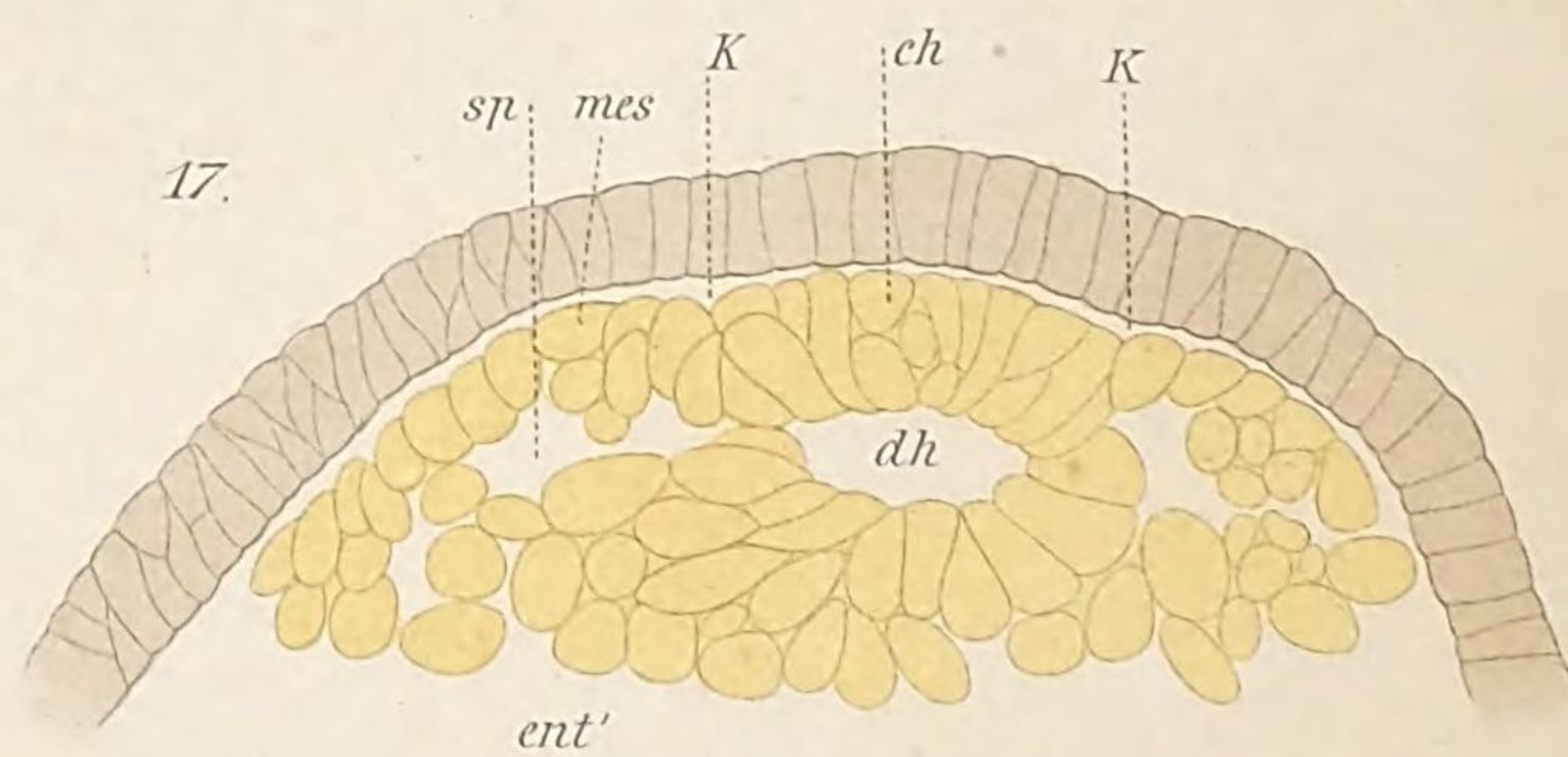
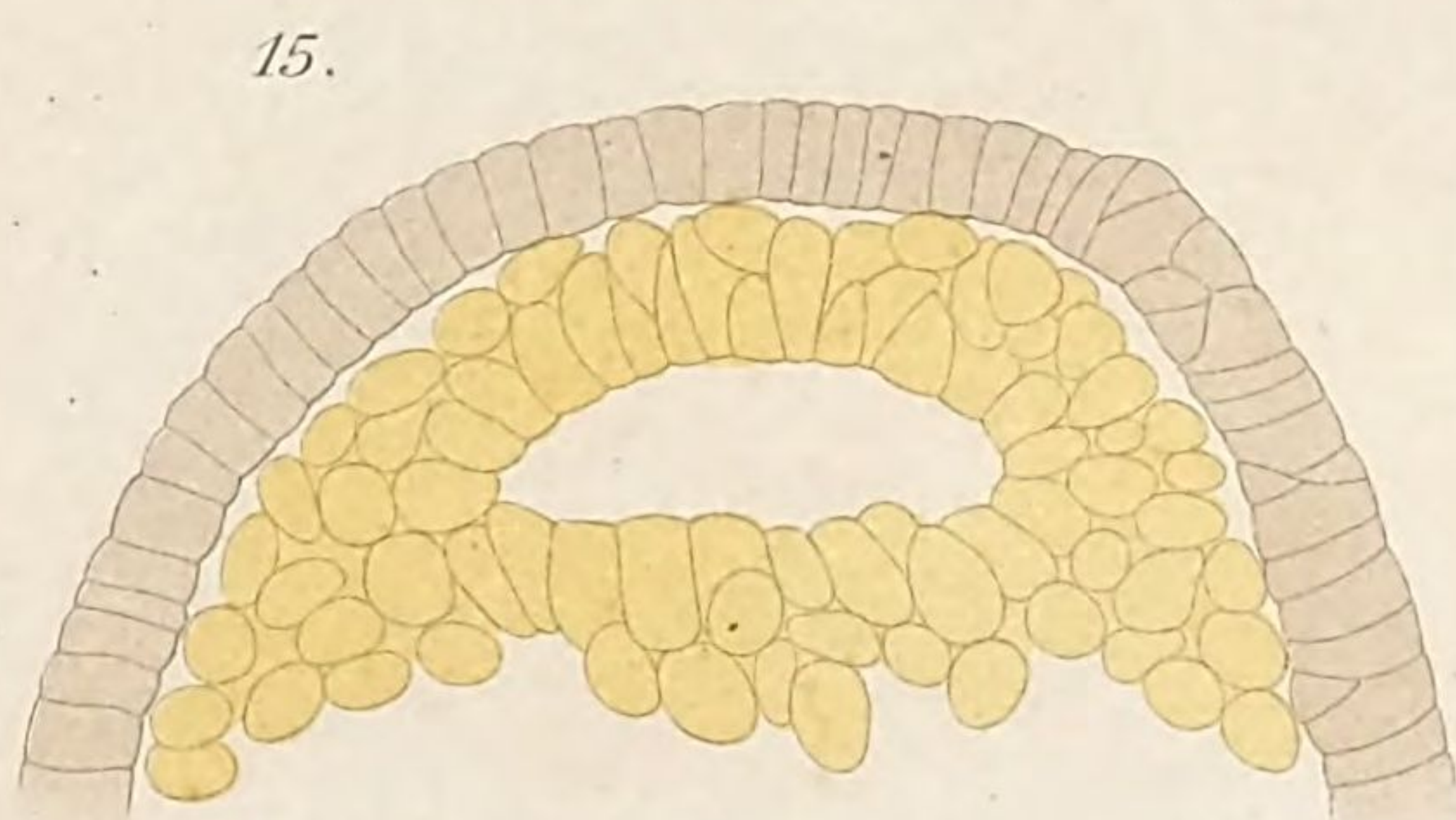
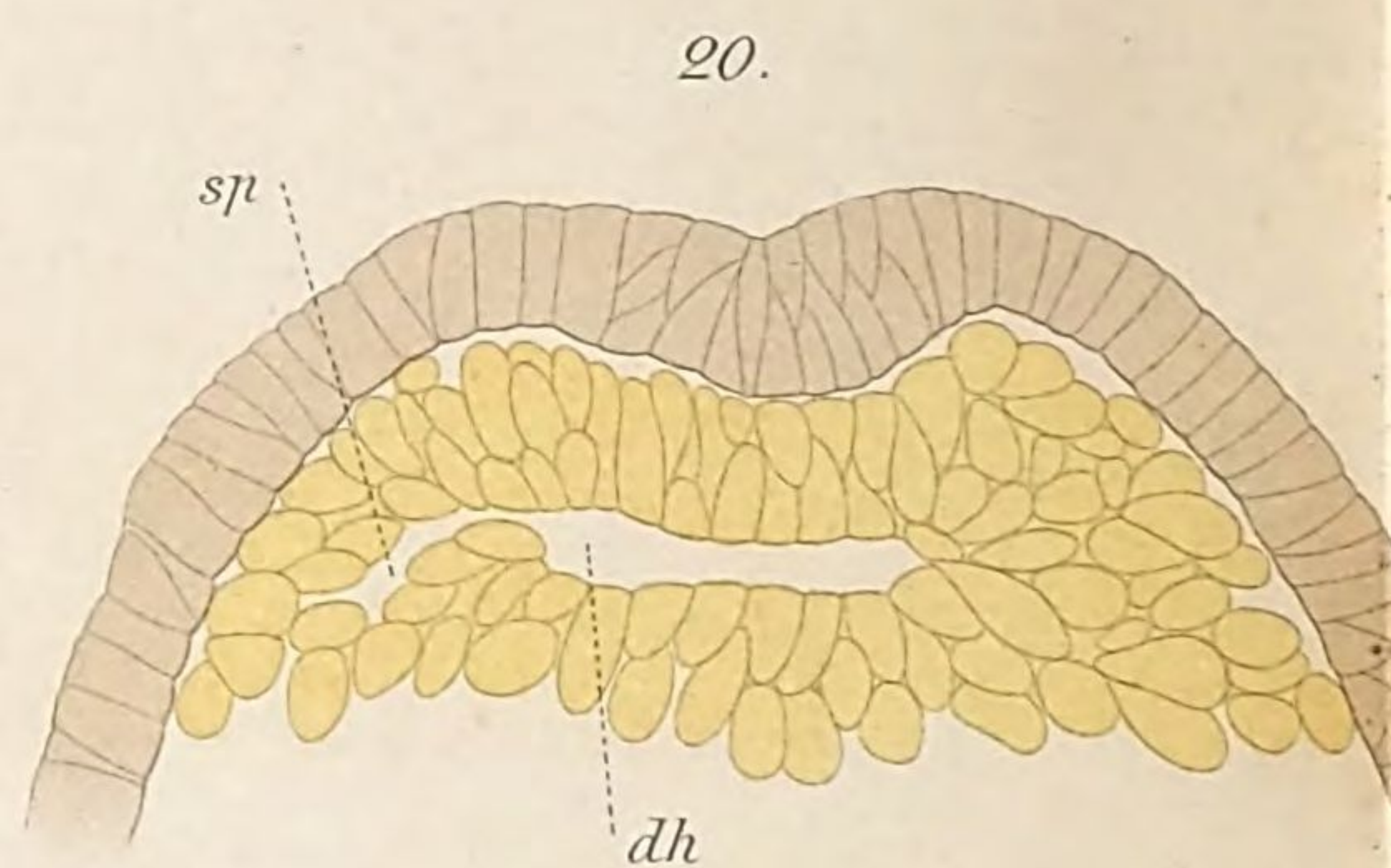
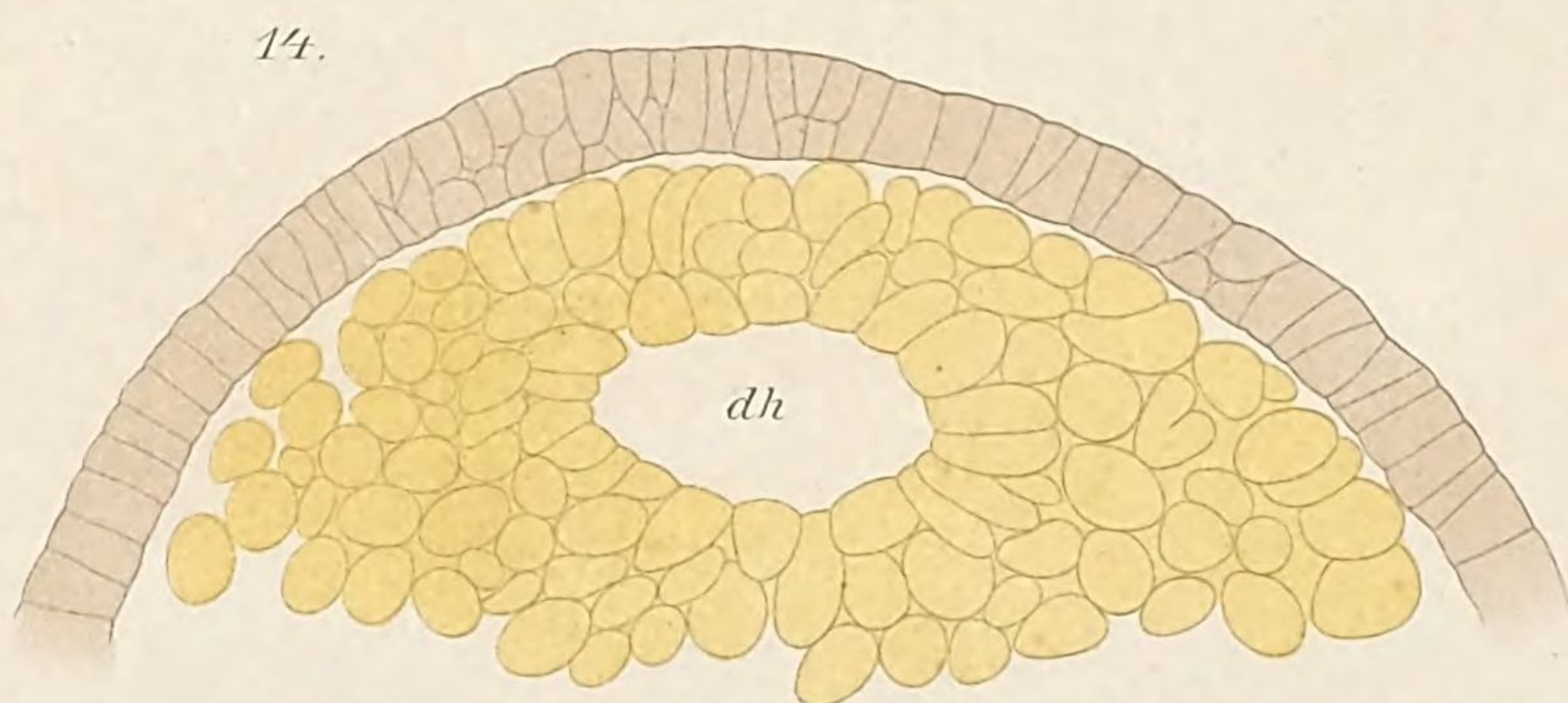
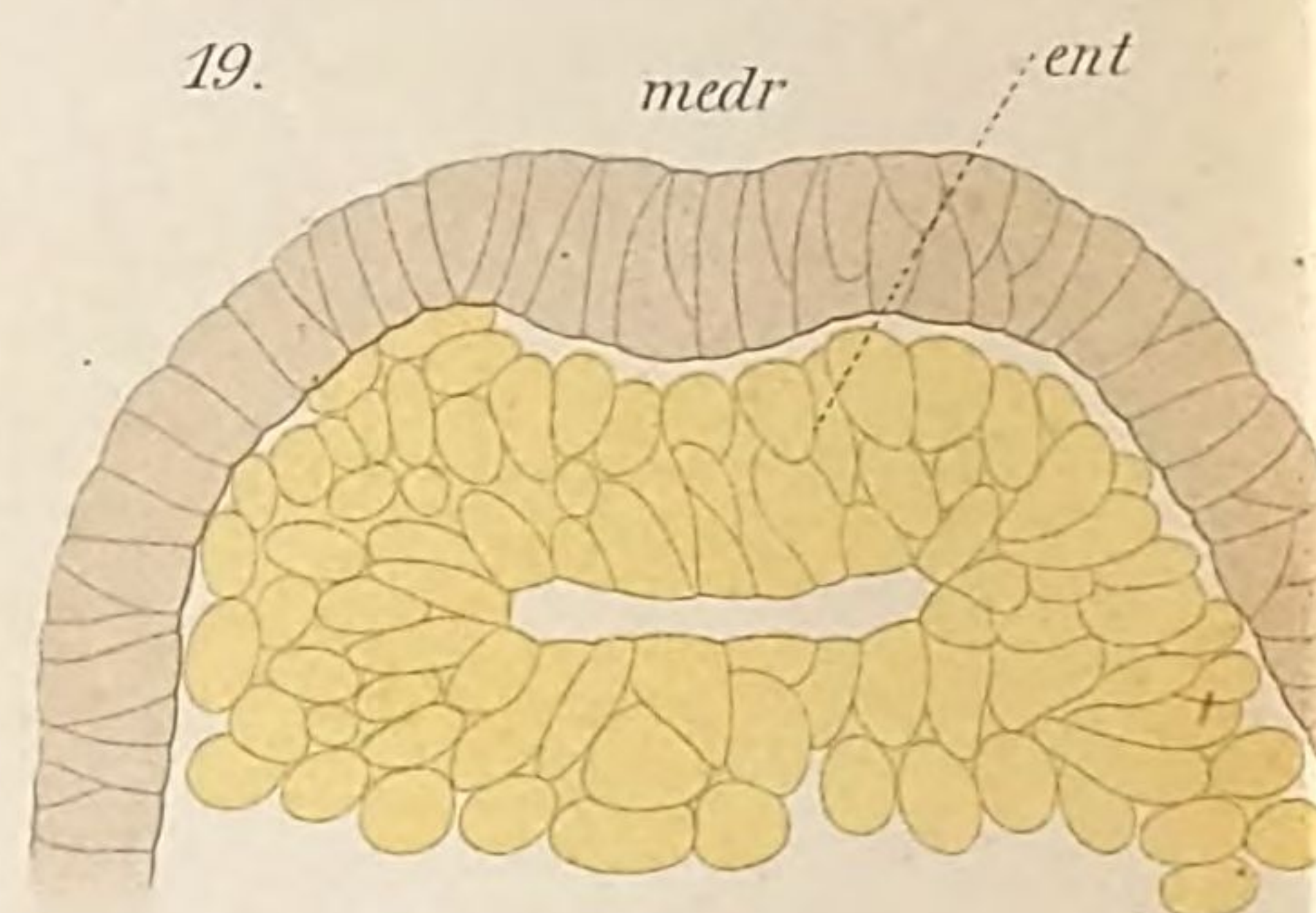
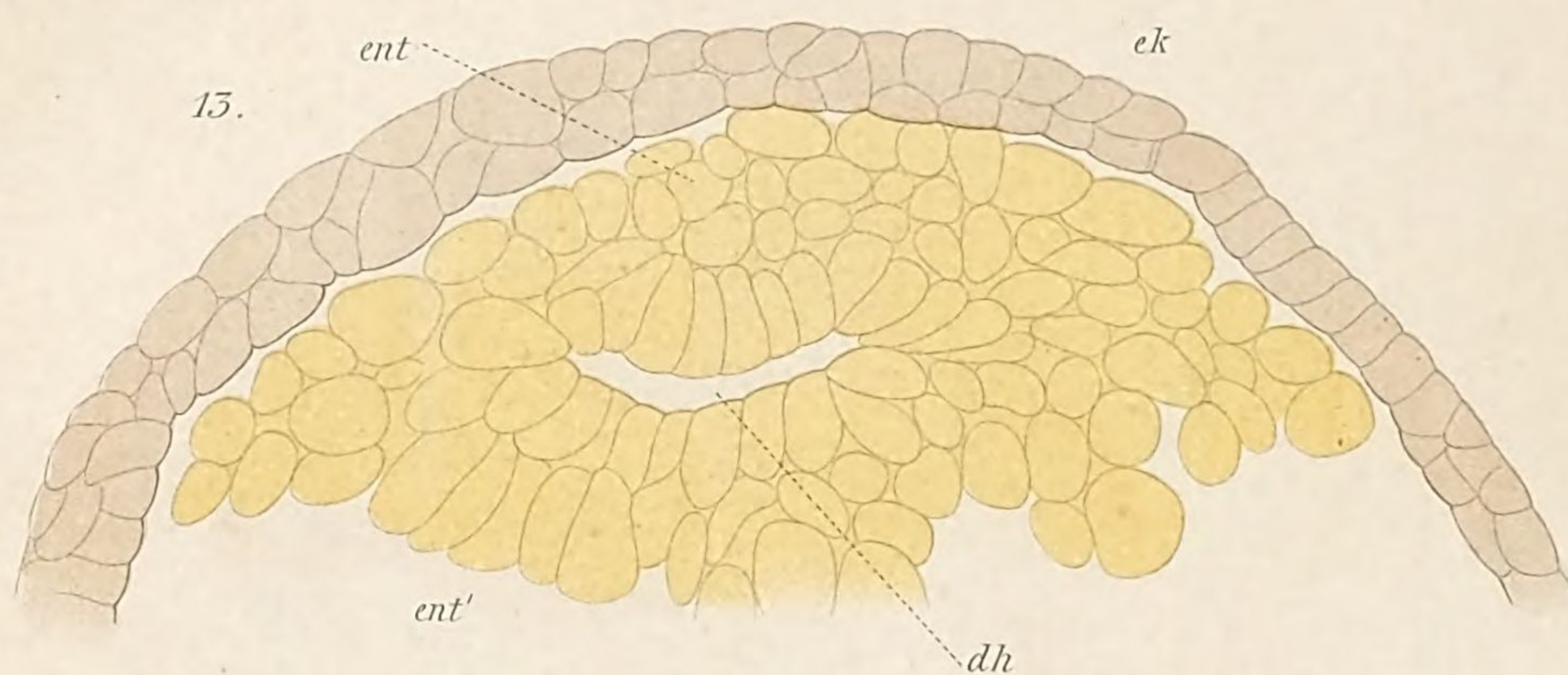
Fig. 136. Sagittaldurchschnitt der rechten Seite, von links gesehen, einer etwas älteren Larve; *k* Herzkammer.

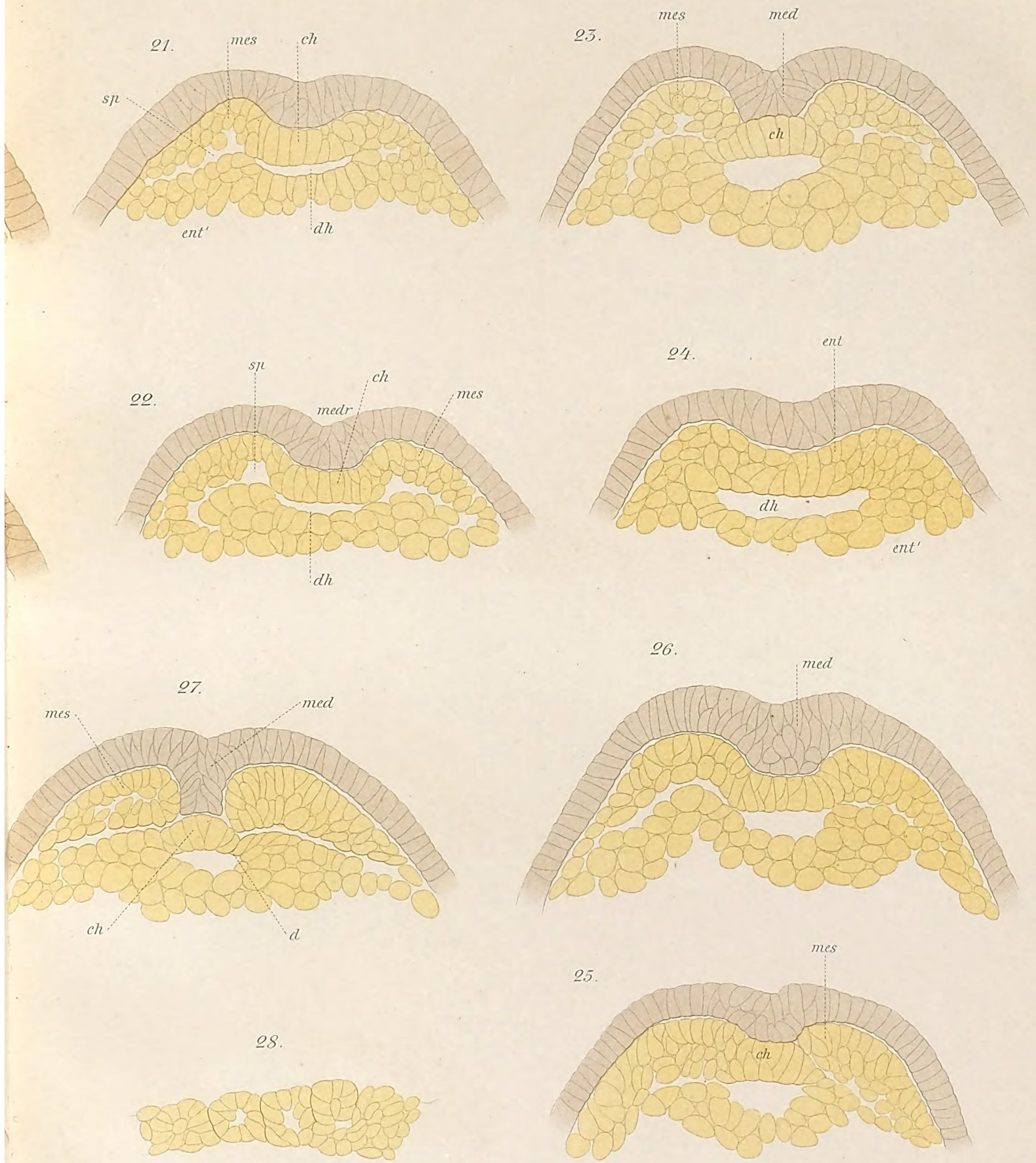
Fig. 137. Gleicher Durchschnitt einer noch älteren Larve; *kd* Kiemendarm, *kd'* Divertikel der letzten Kiementasche, *k* Herzkammer.

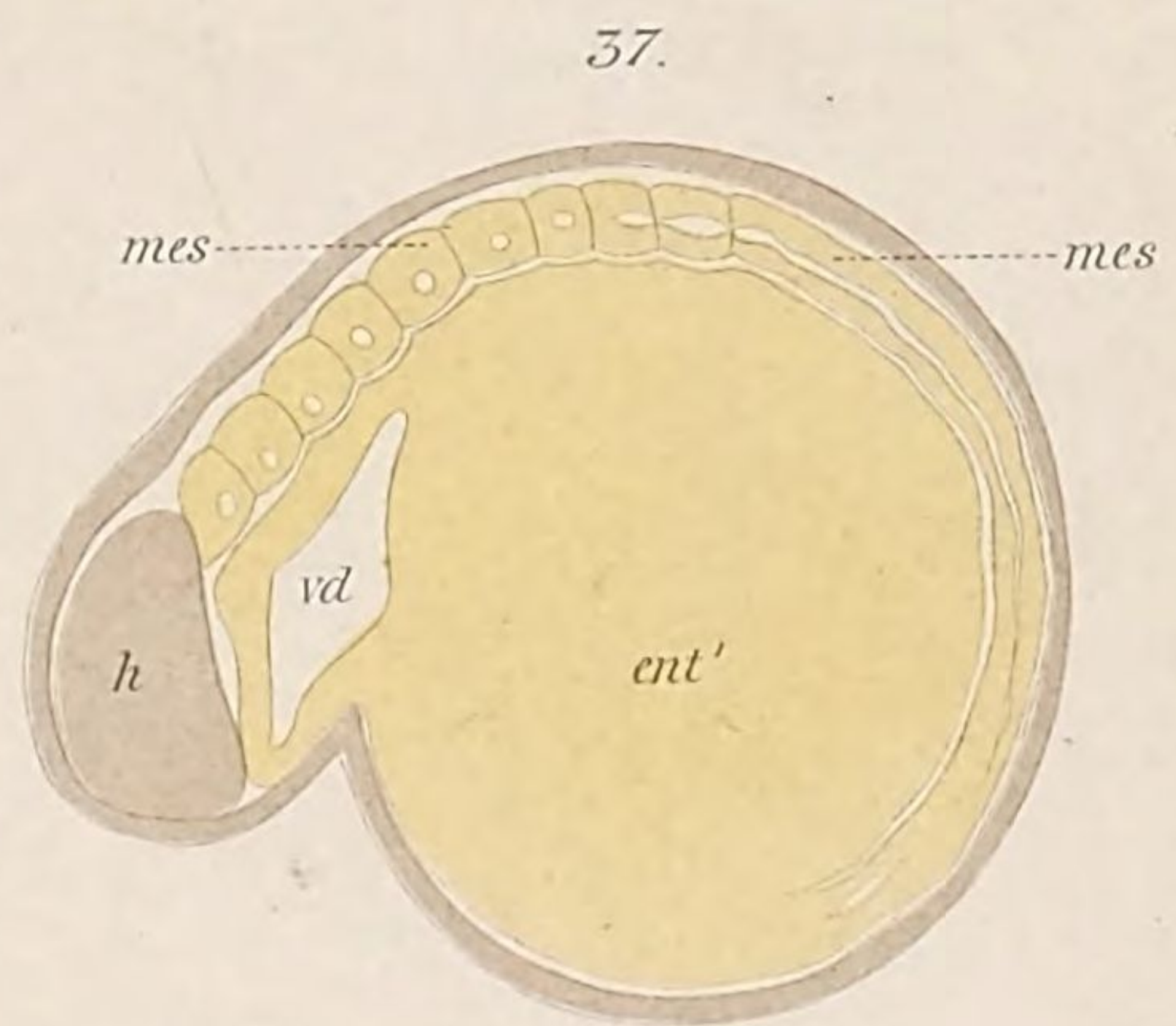
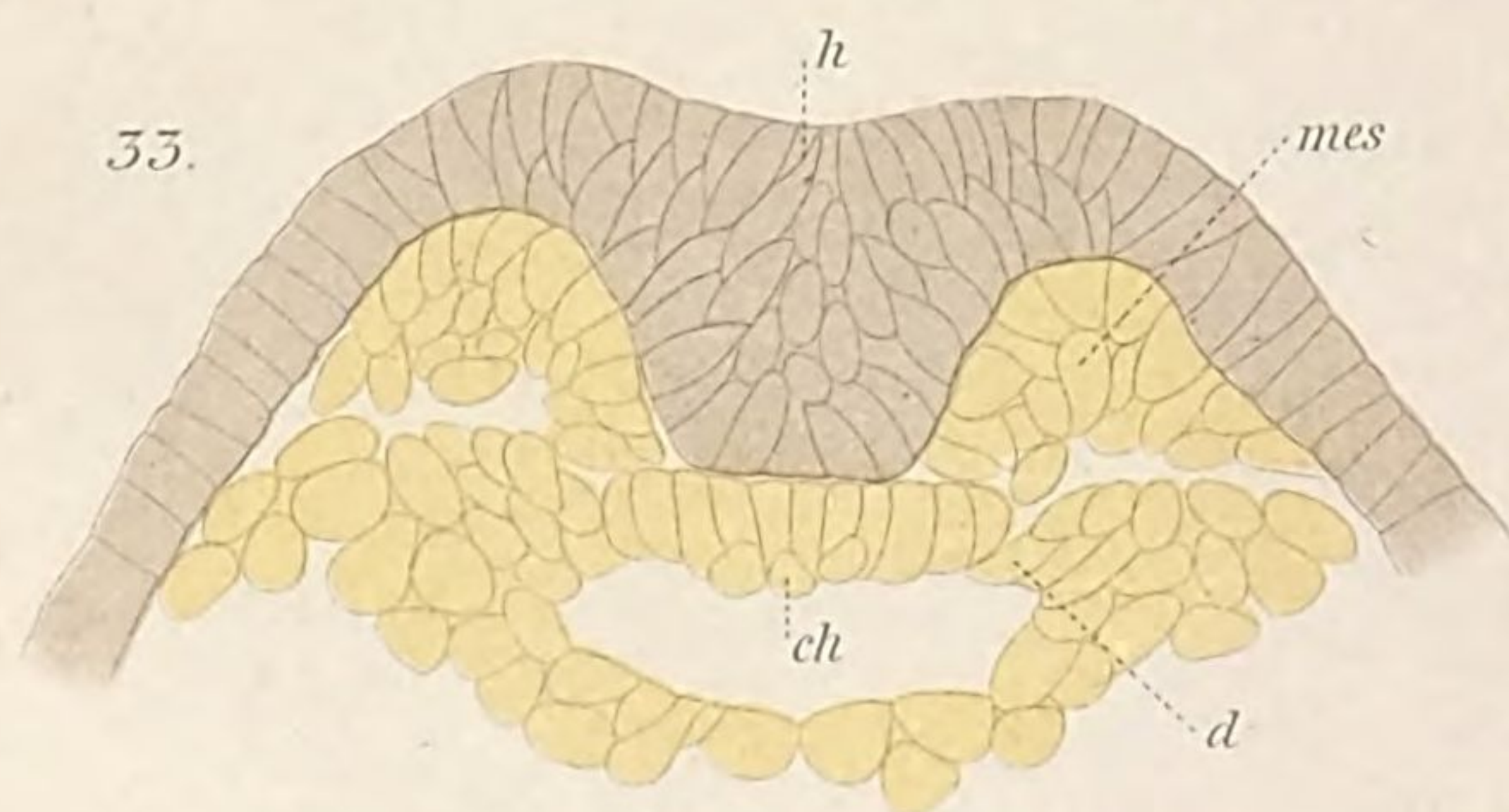
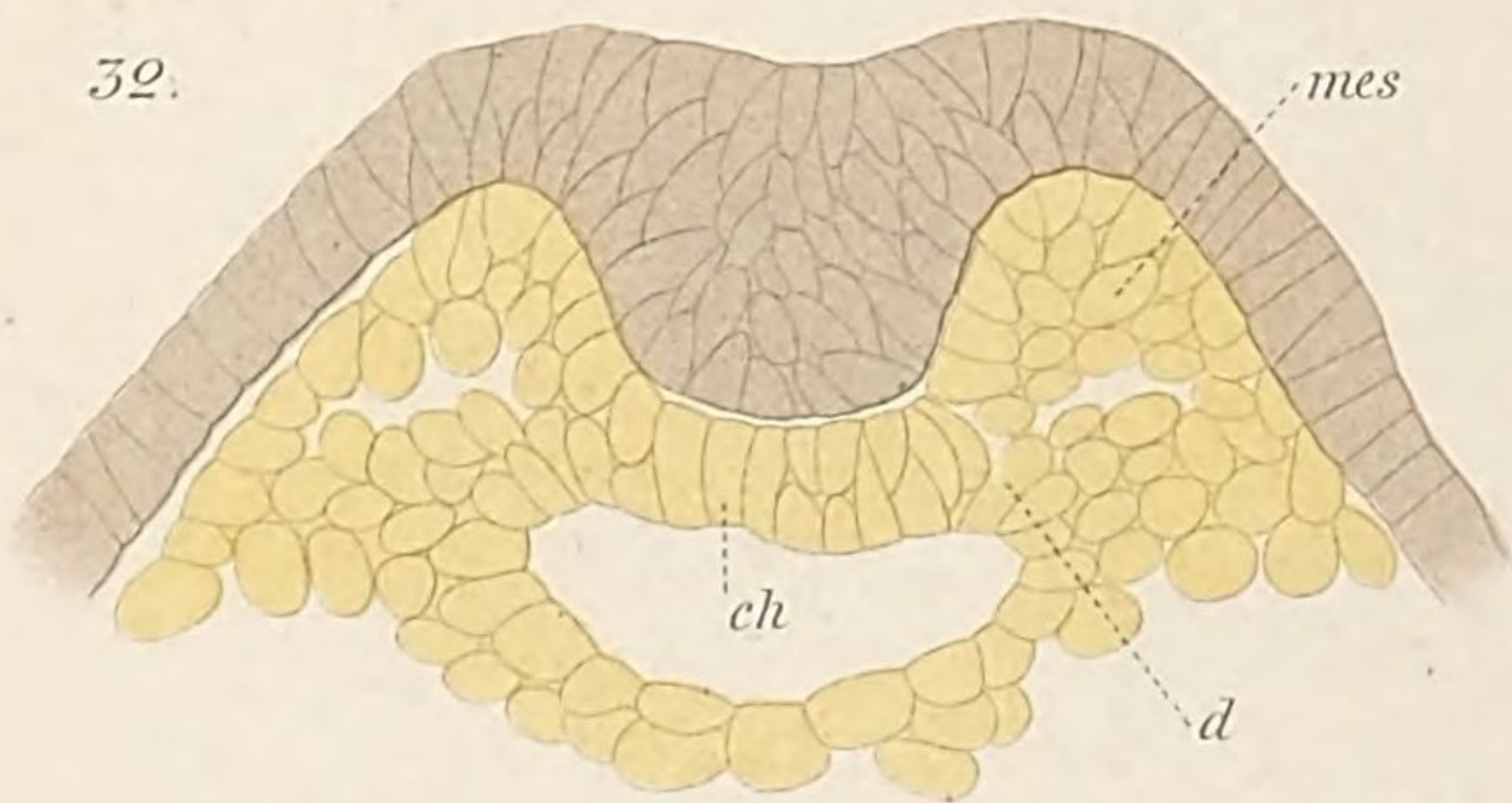
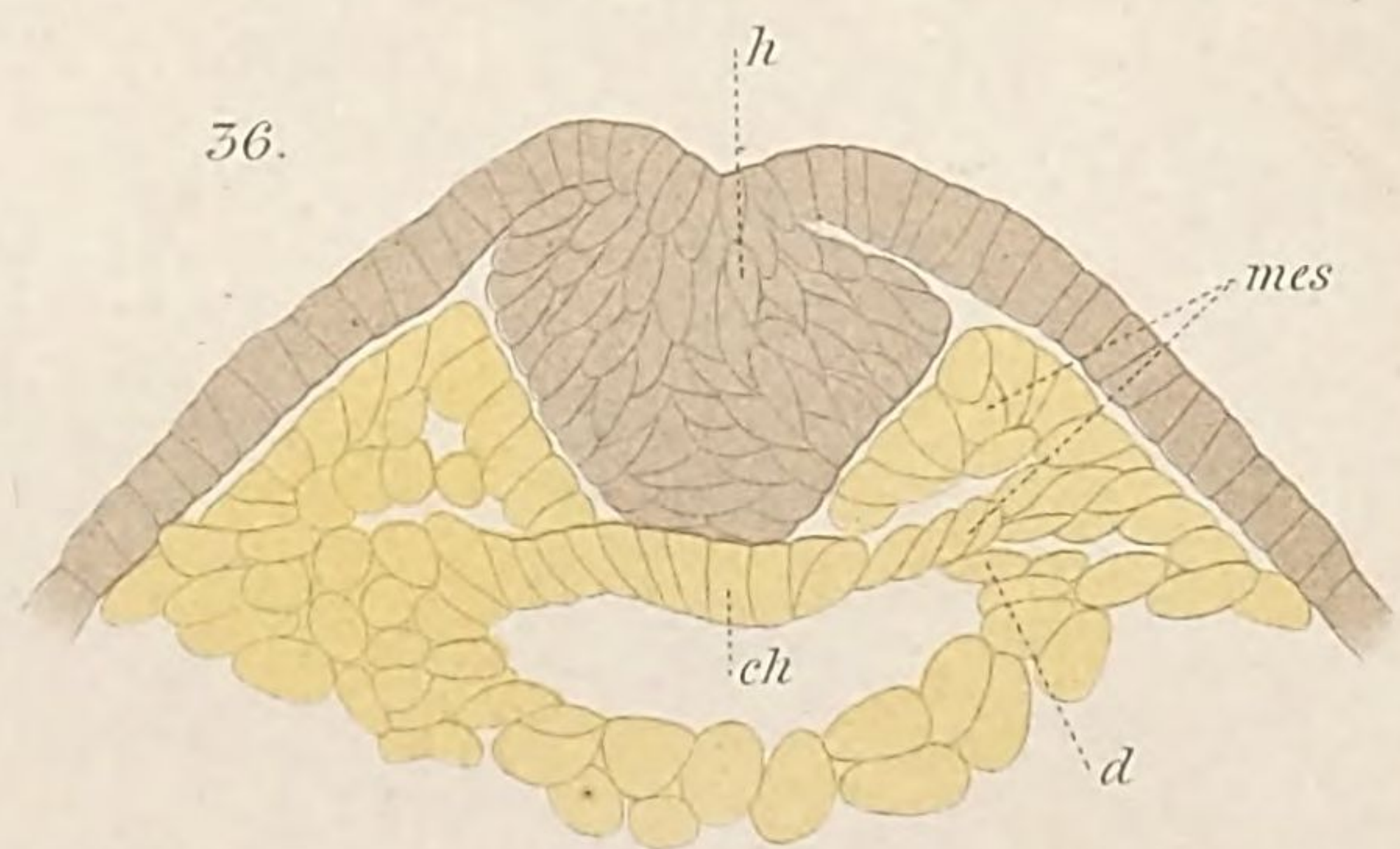
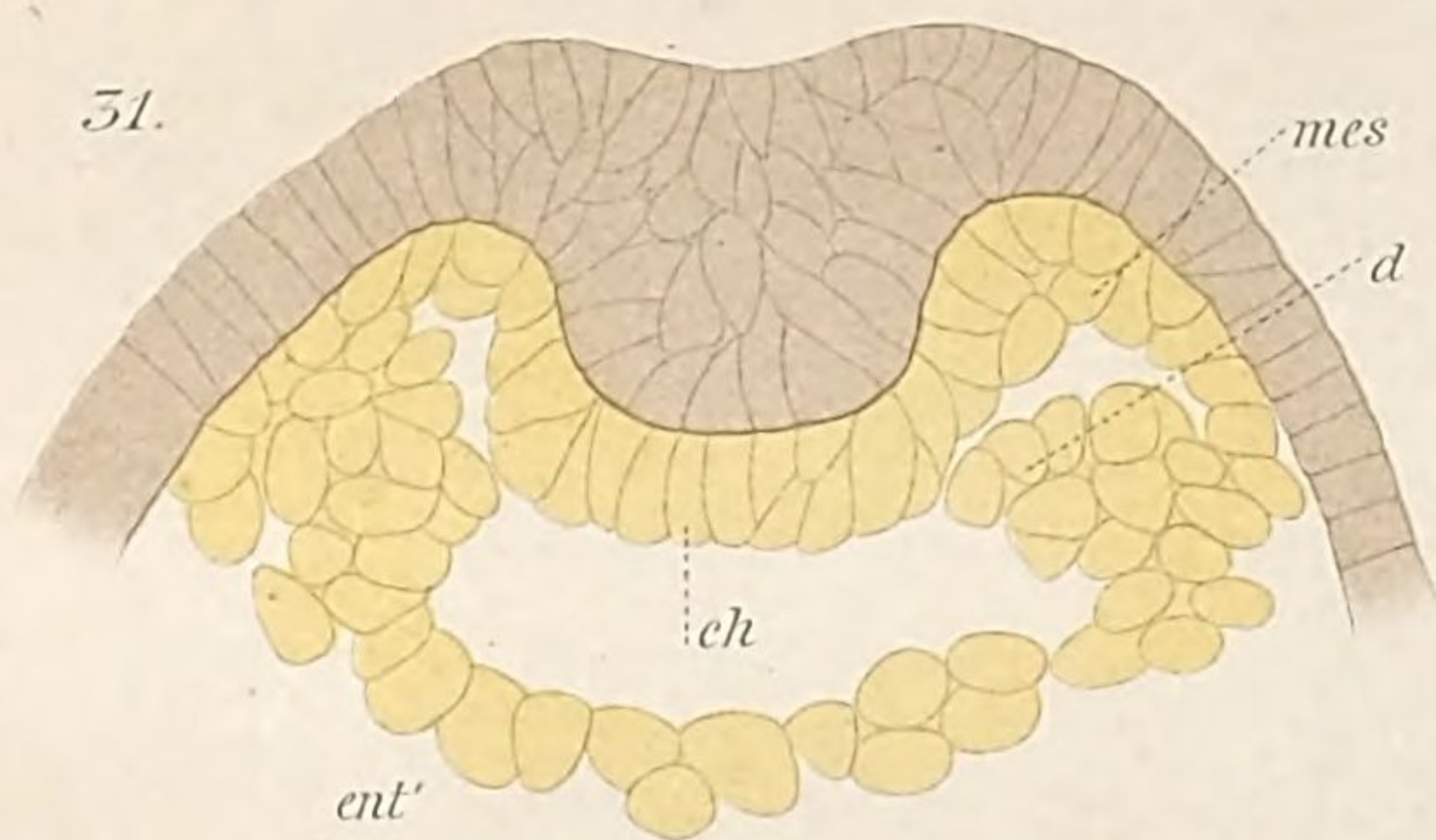
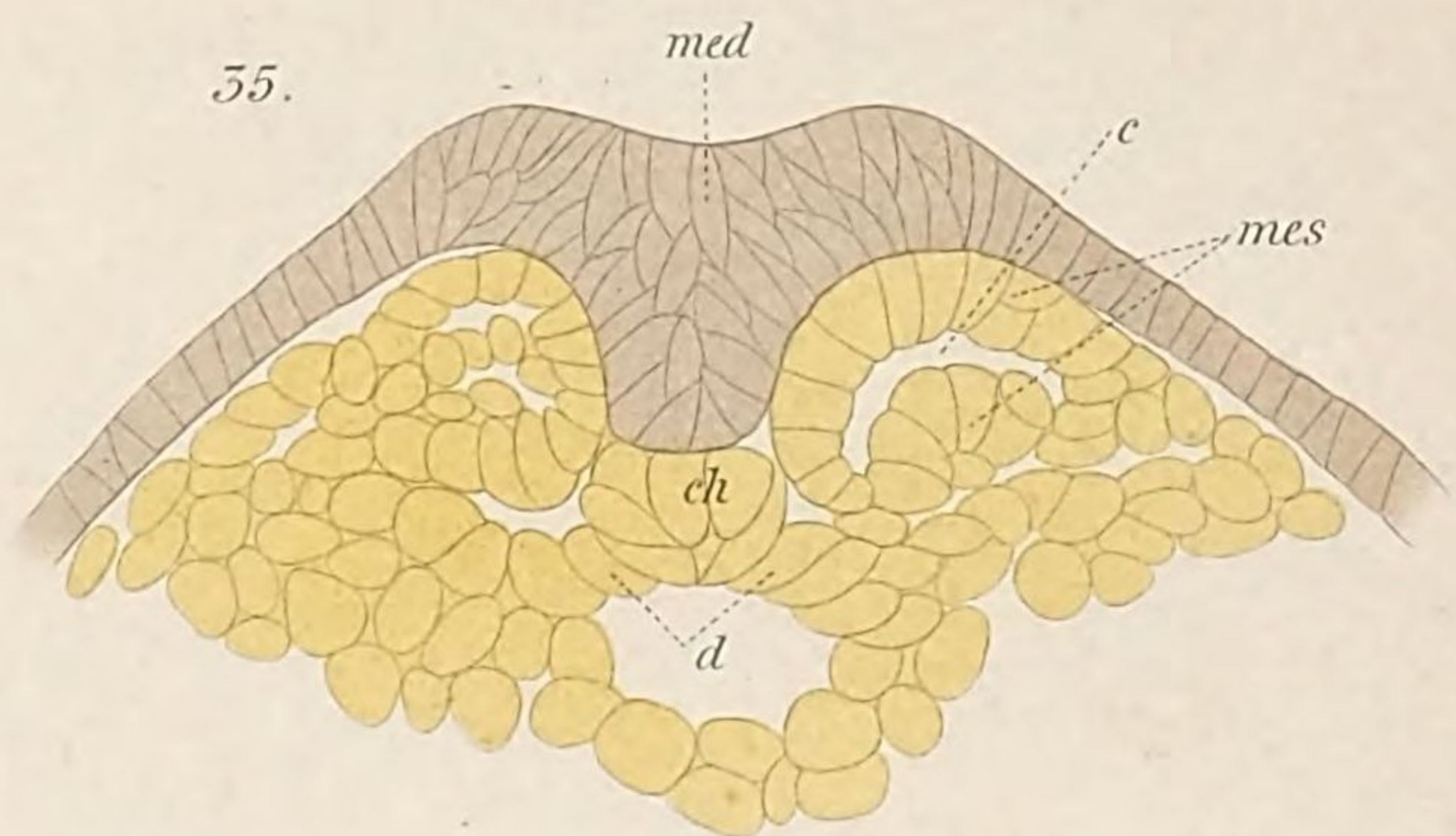
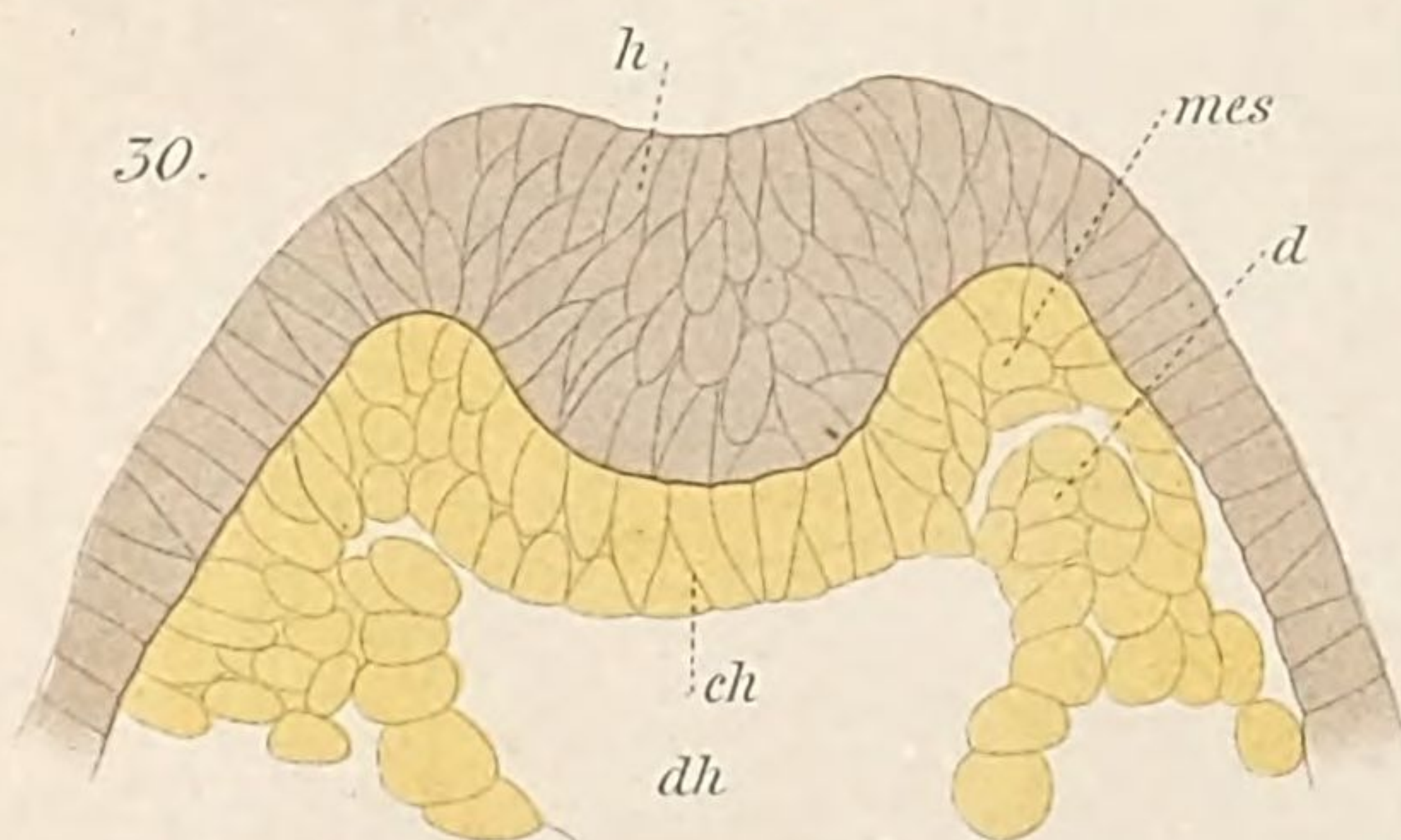
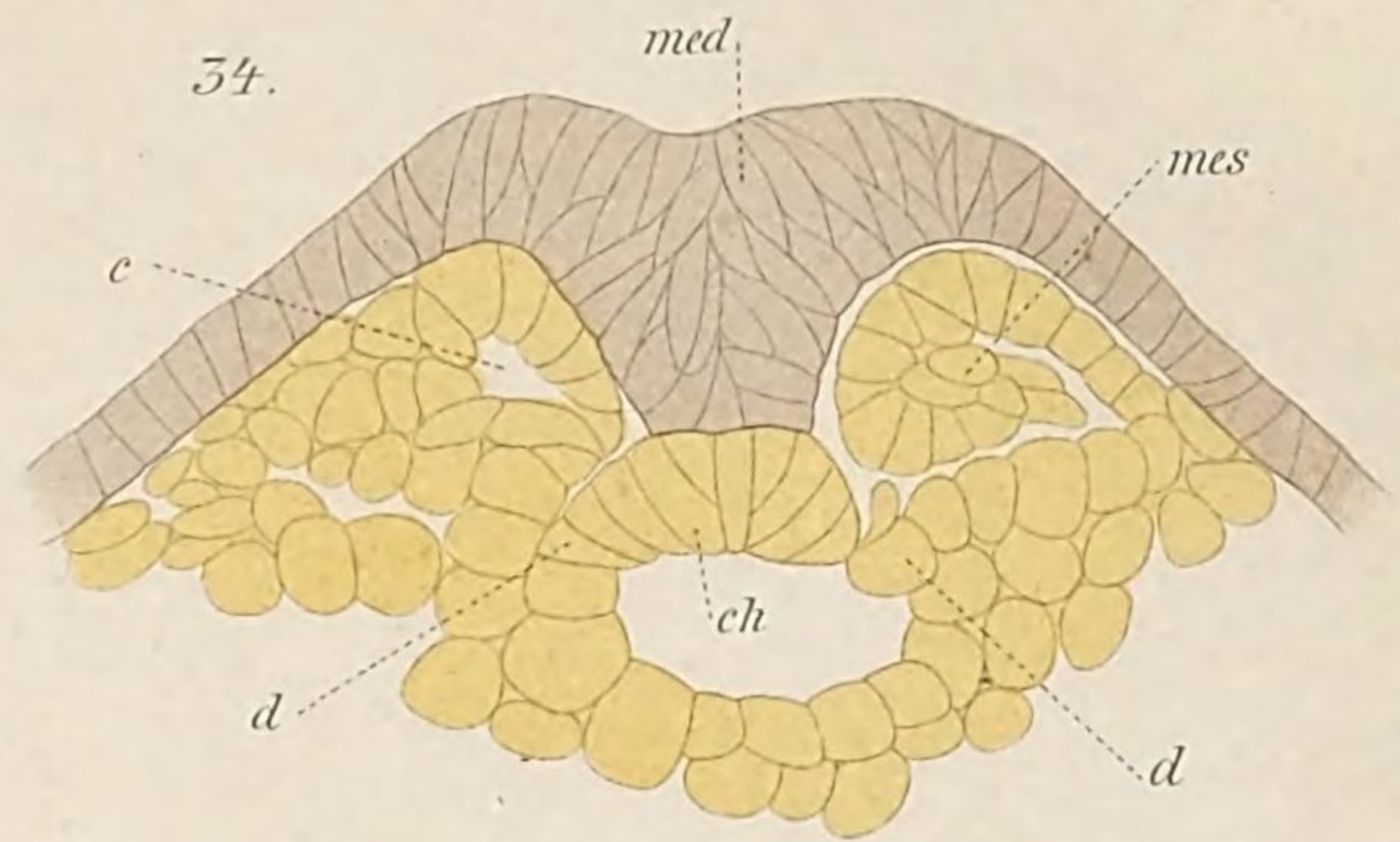
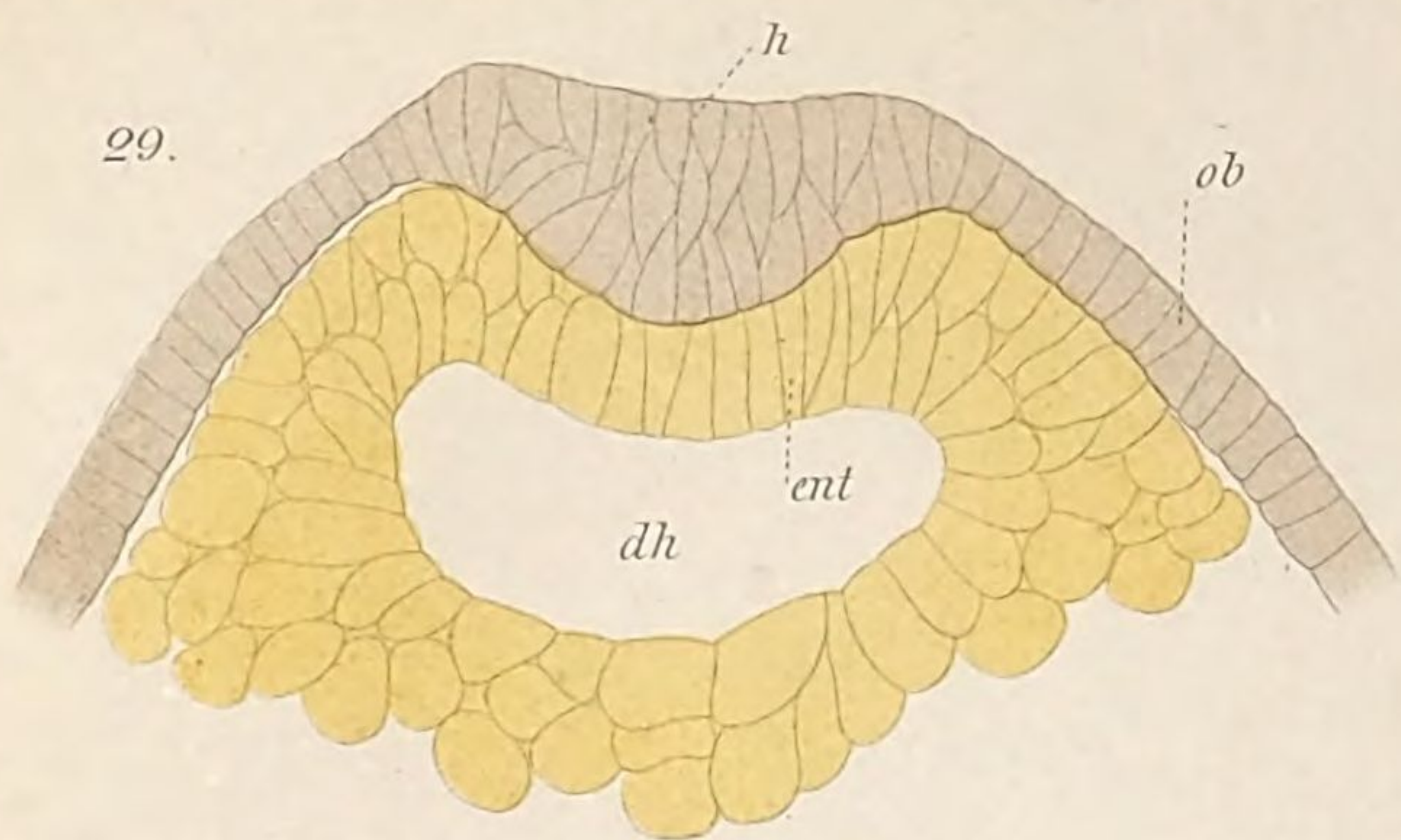
Fig. 138—140. Obere Ansicht der Eingeweide der Herz-Lebergegend von drei Larvenstufen, aus aufeinander projizierten Frontaldurchschnitten zusammengestellt; *mt* Mitteldarm, *k* Kammer, *vk* Vorkammer des Herzens, *o* Mündung des Gallengangs.



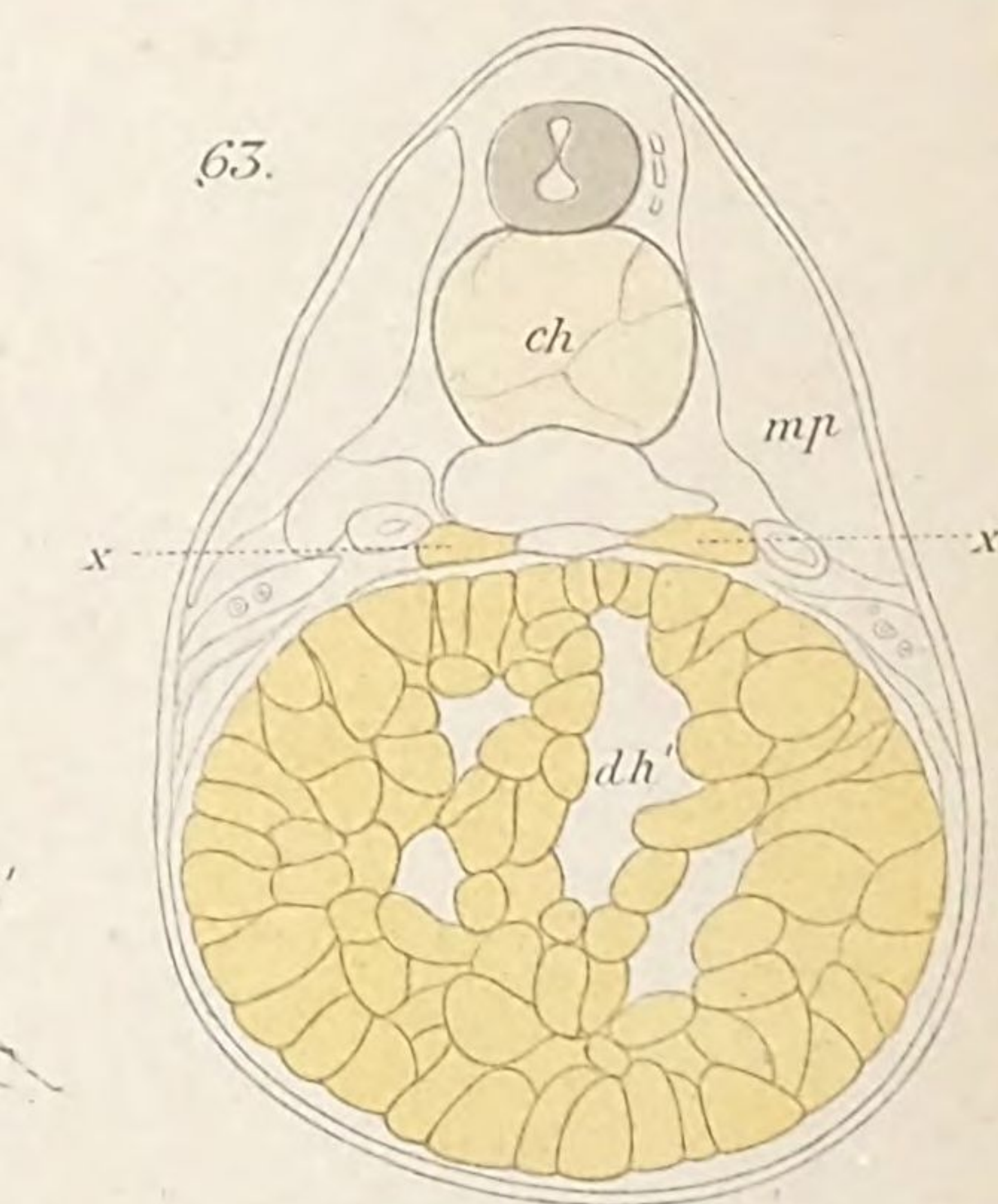
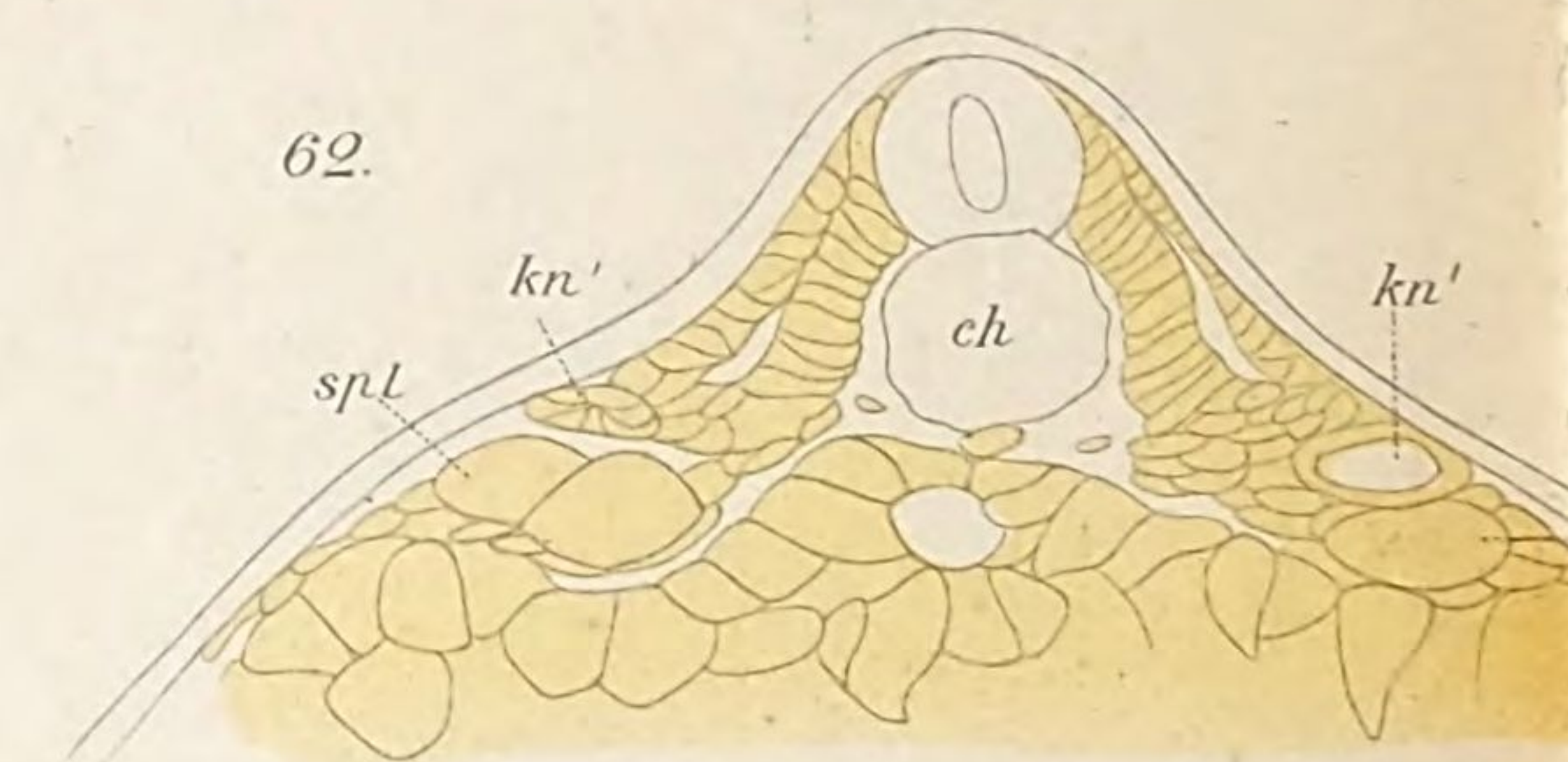
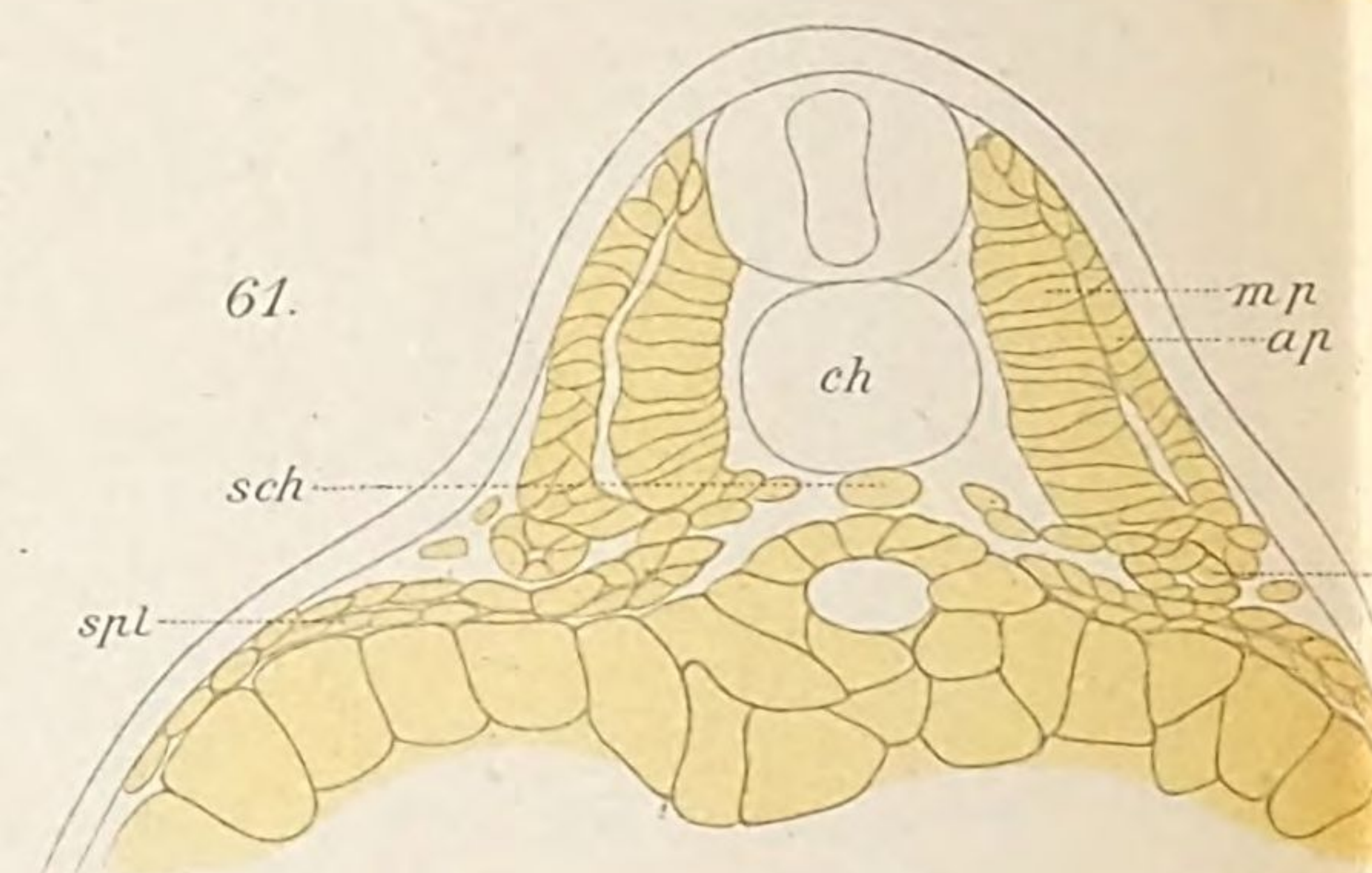
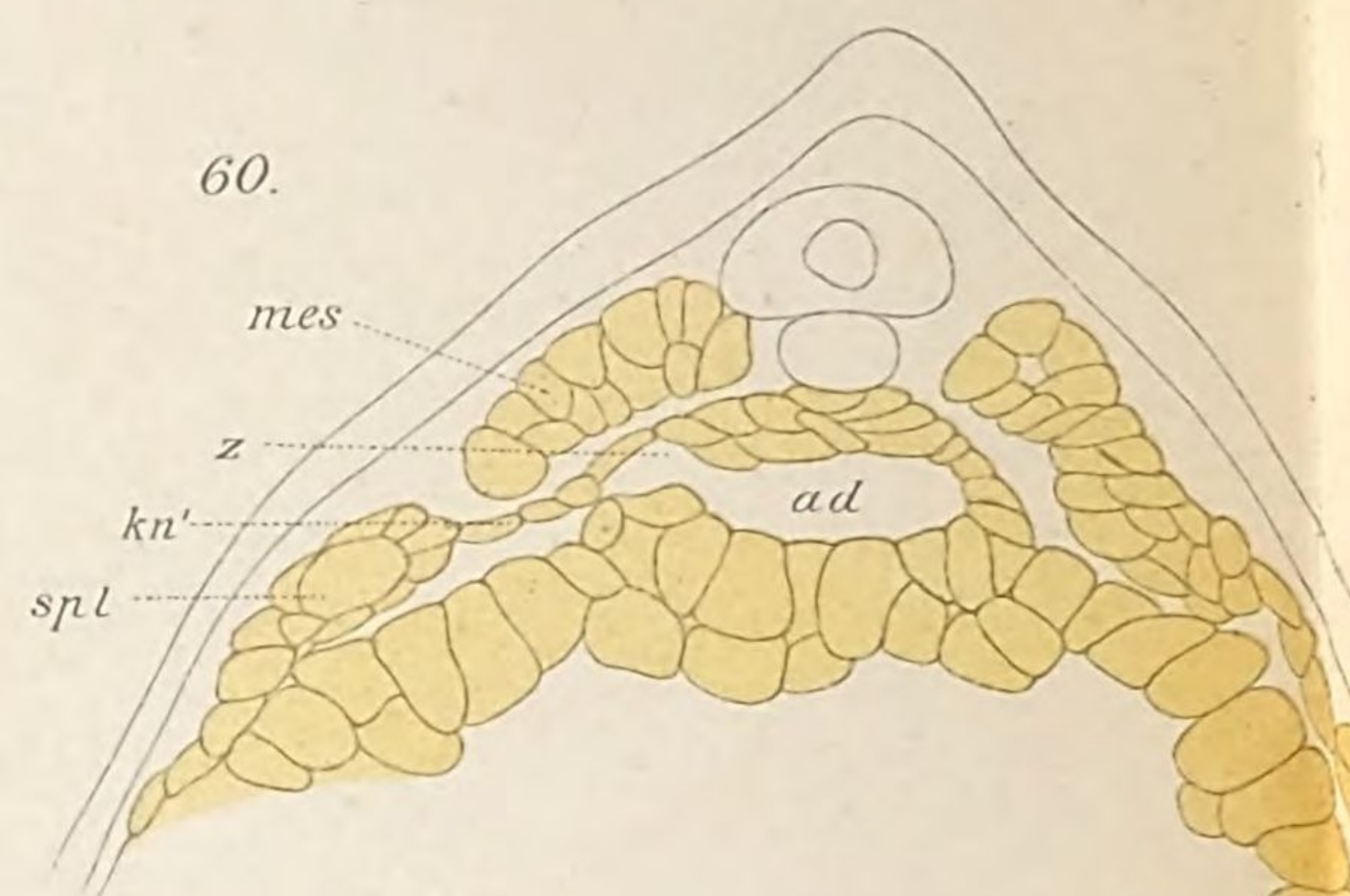
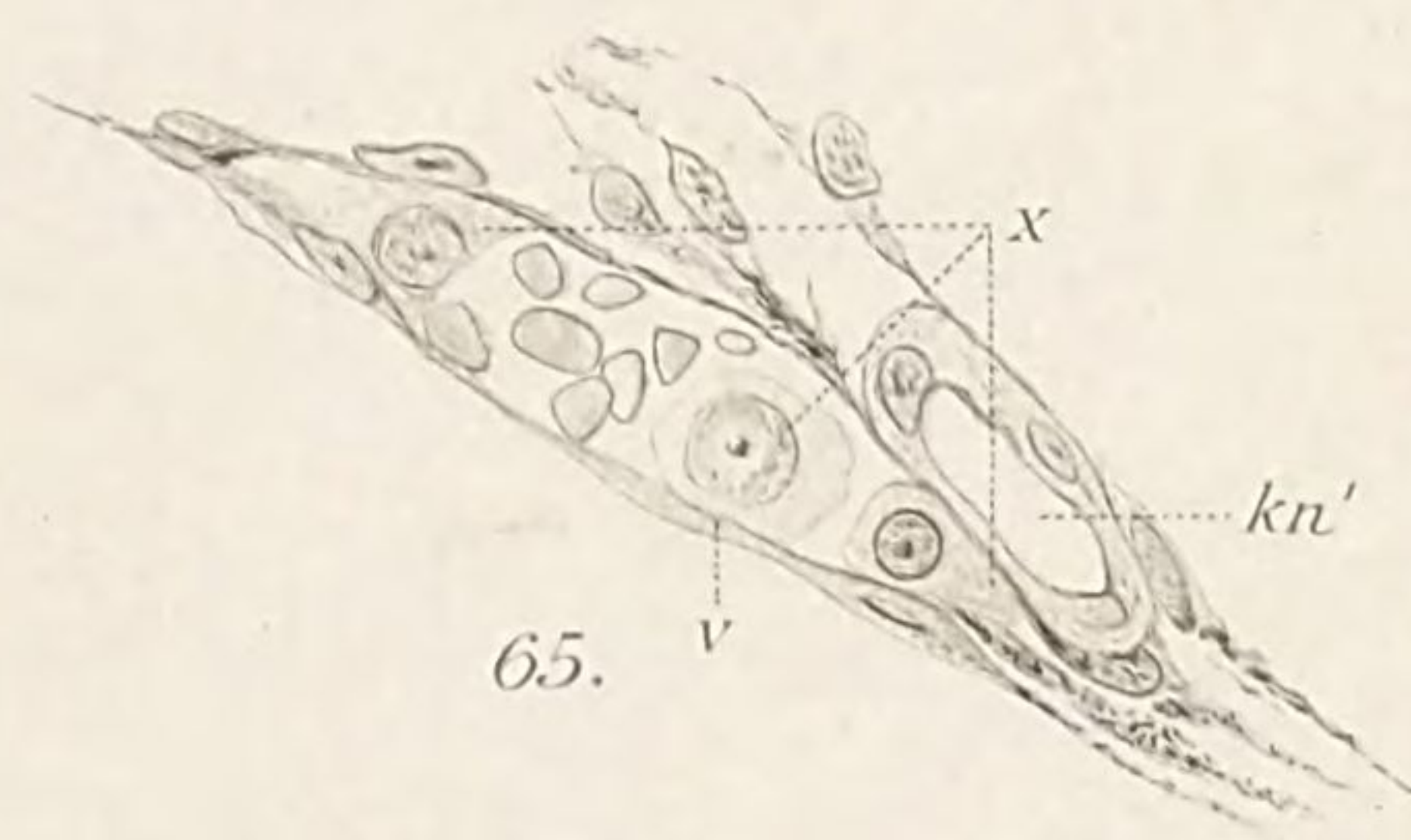
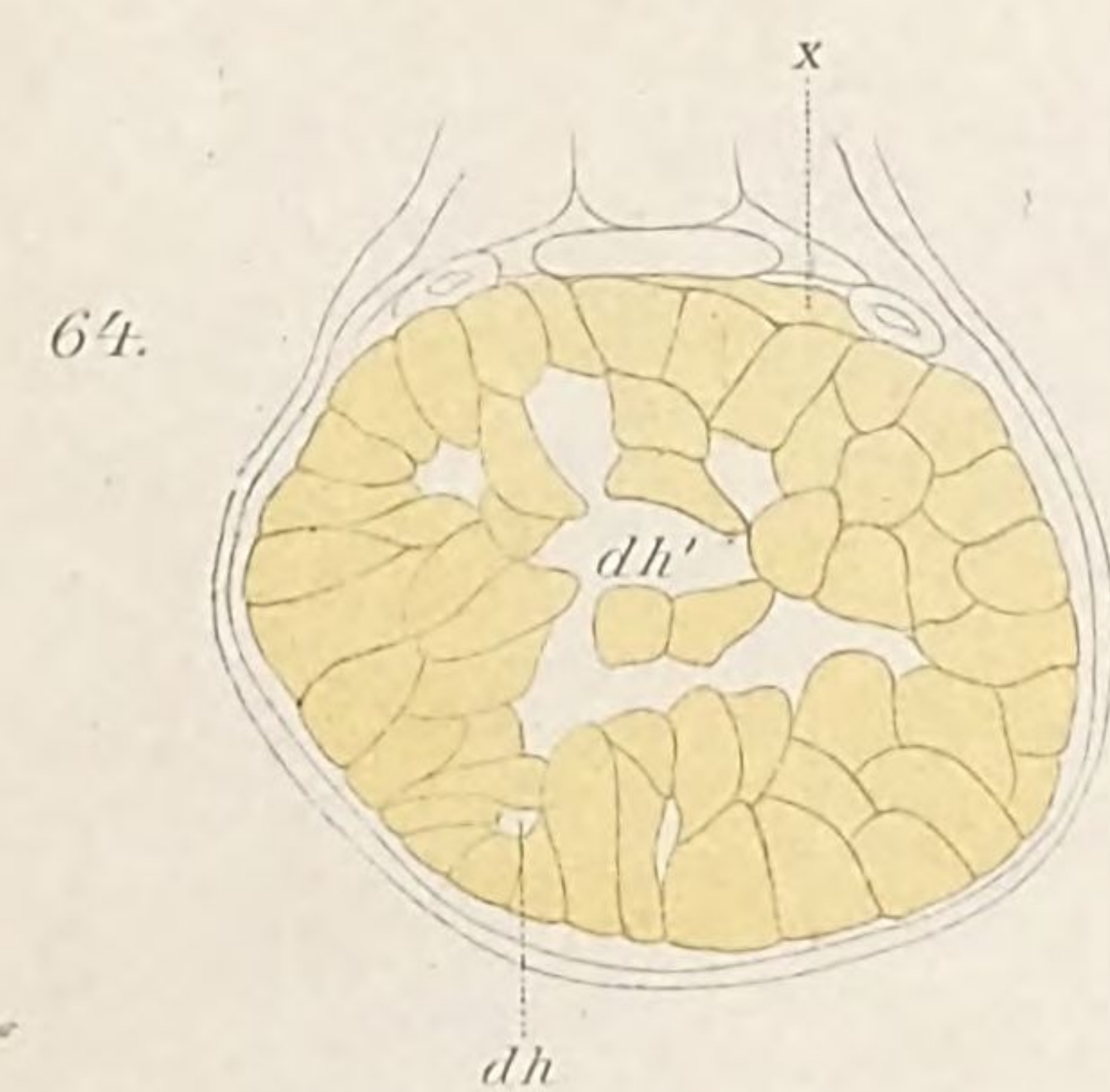
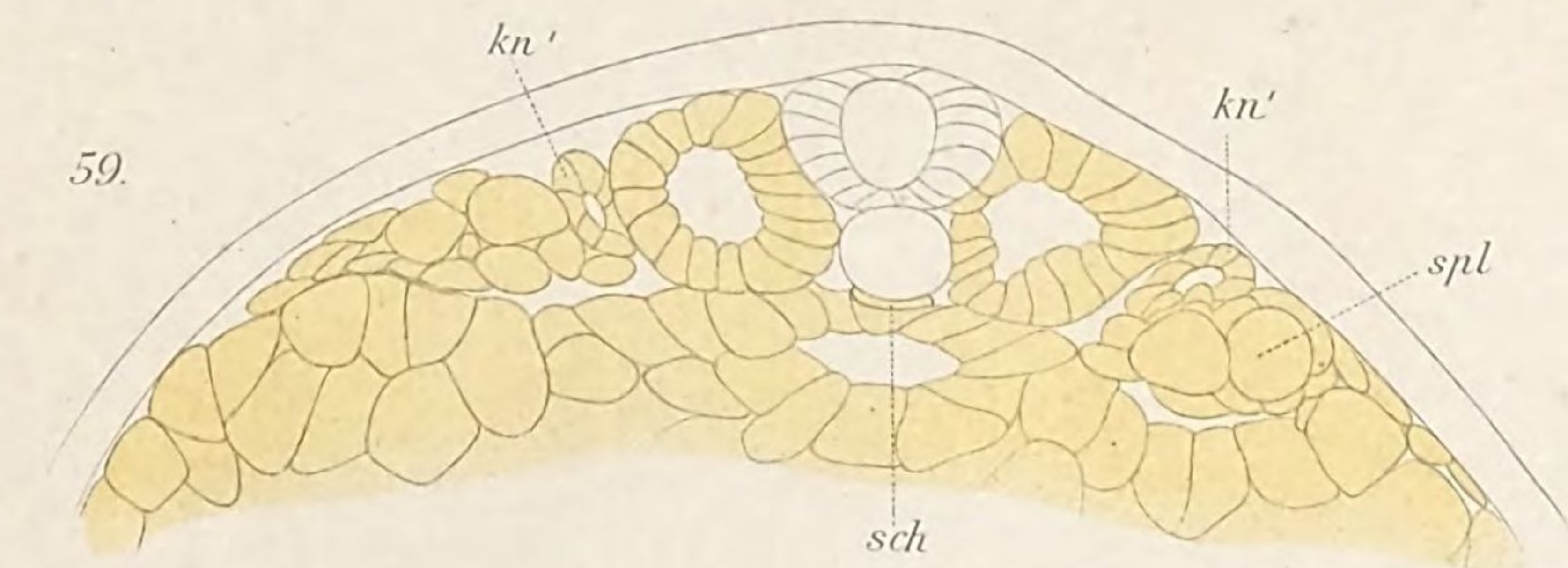
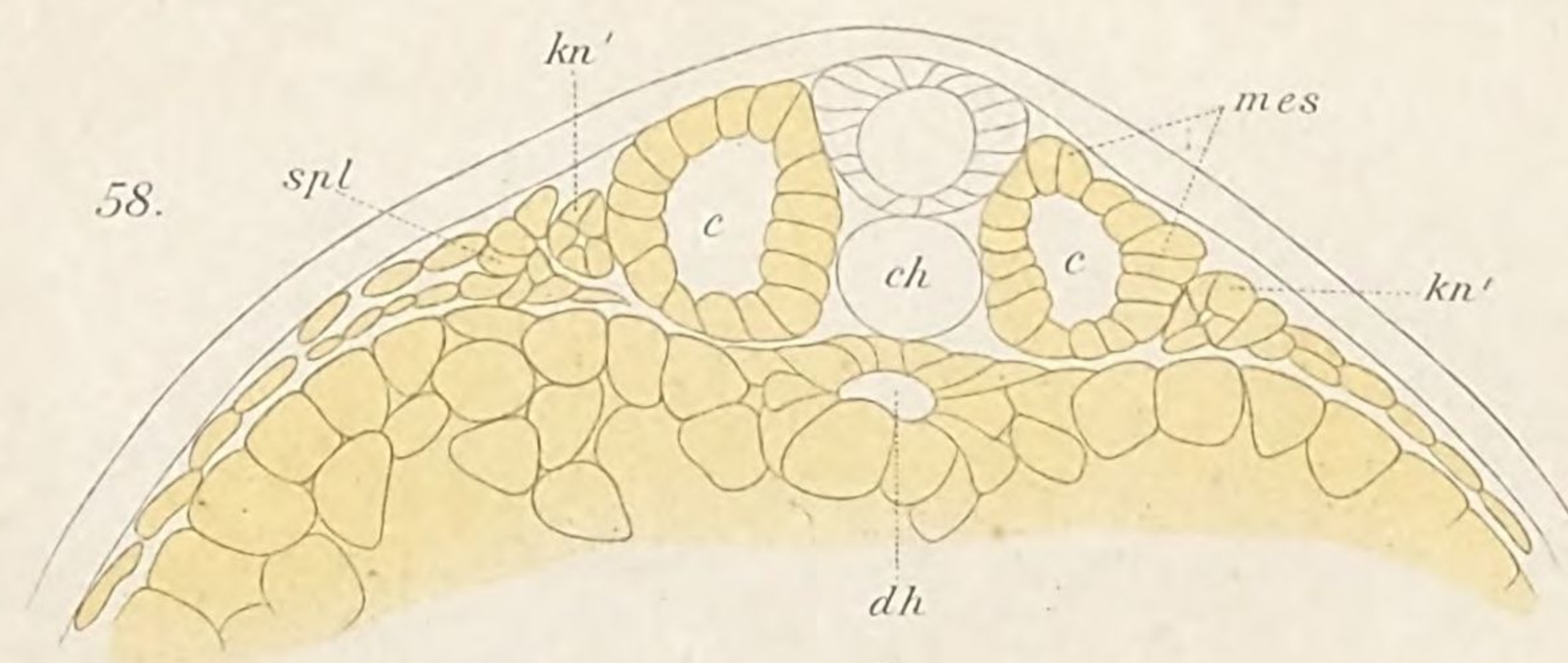
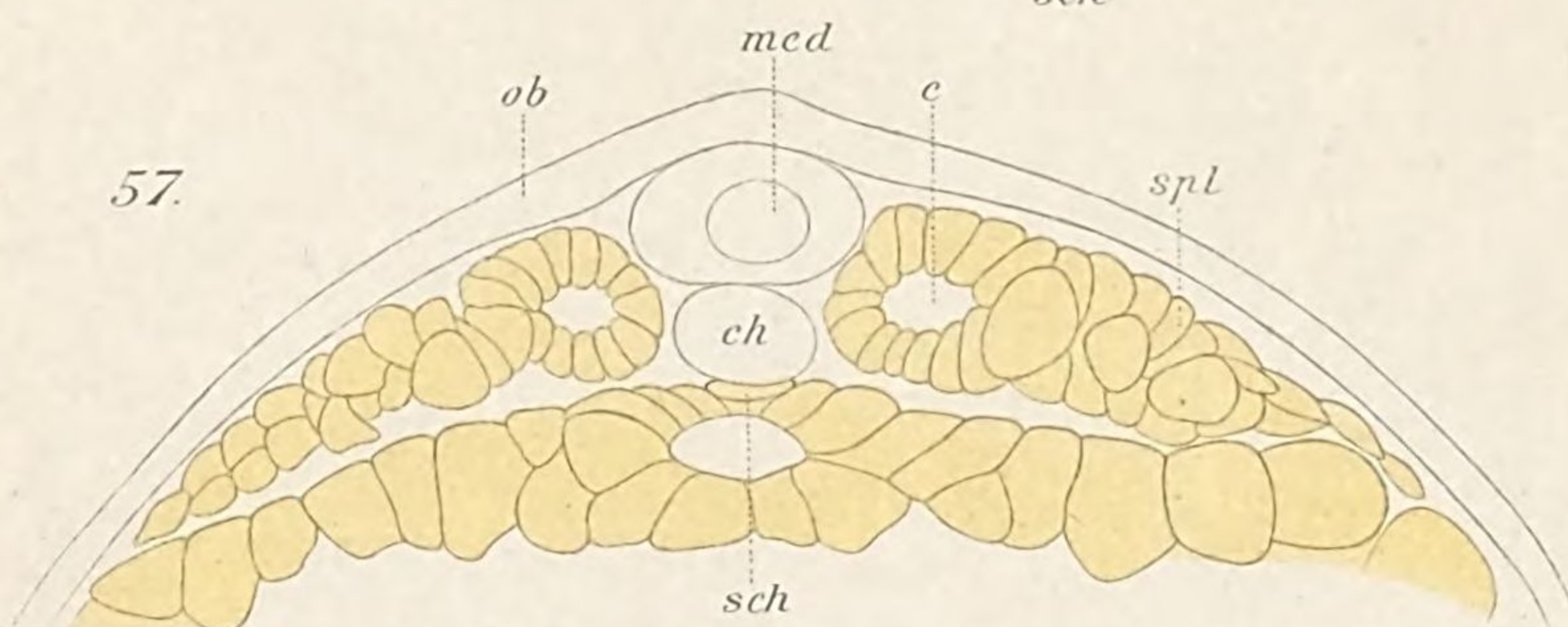
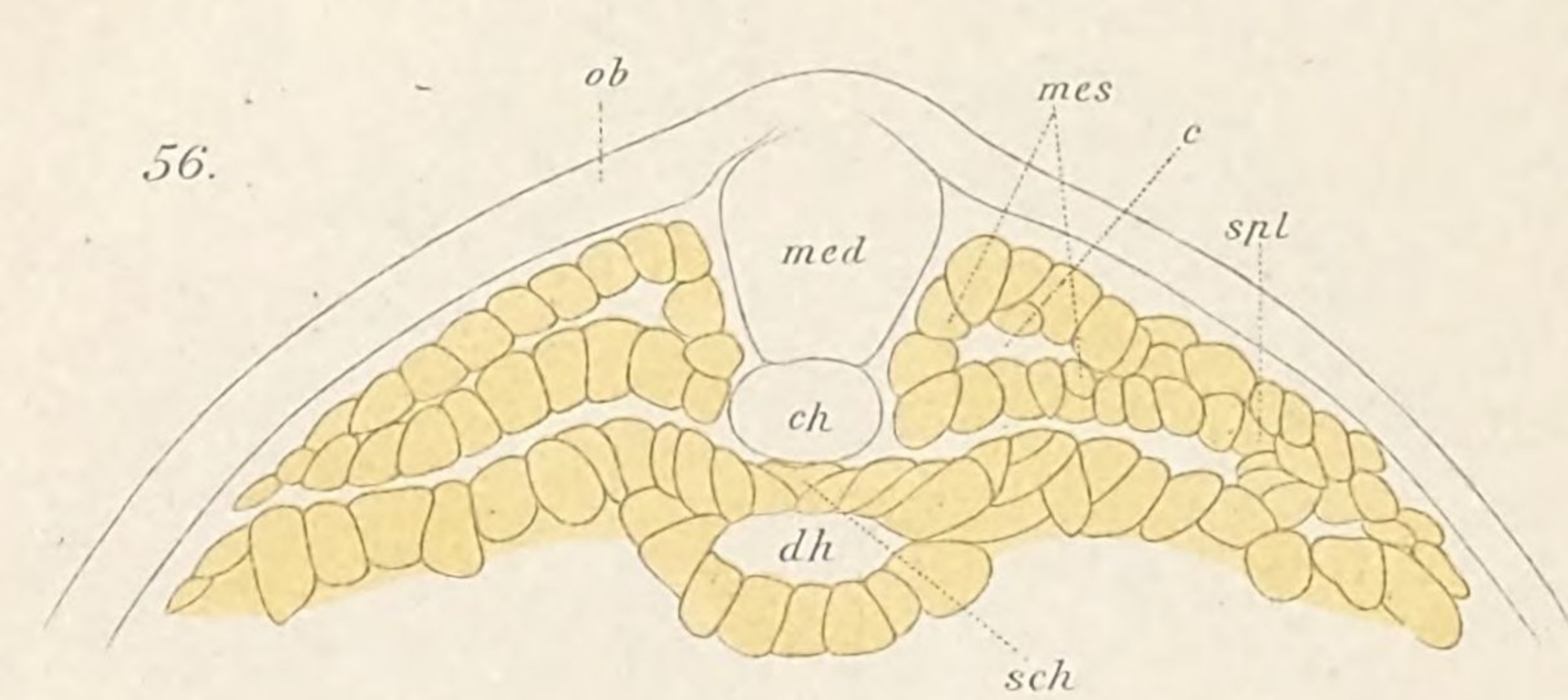


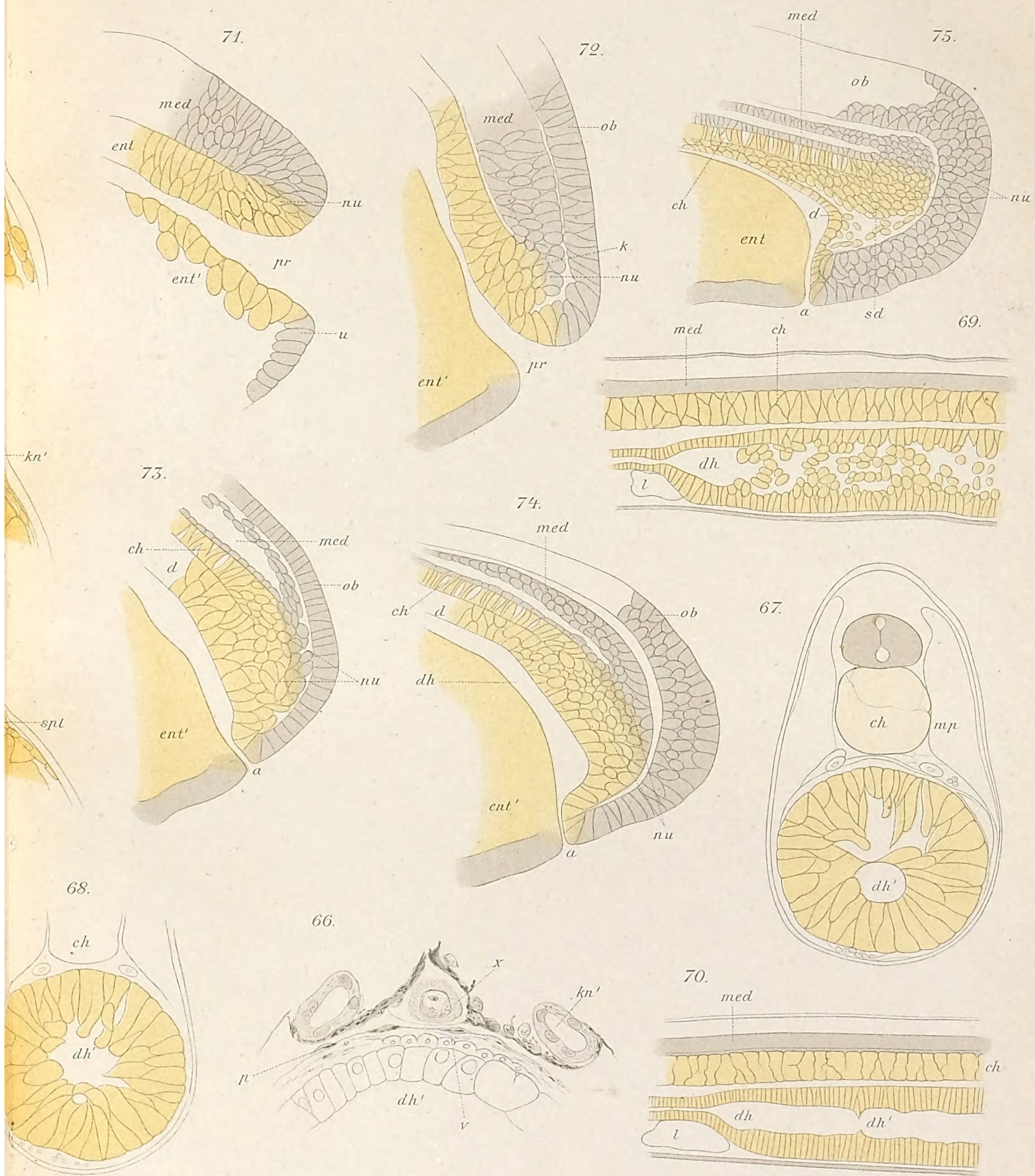


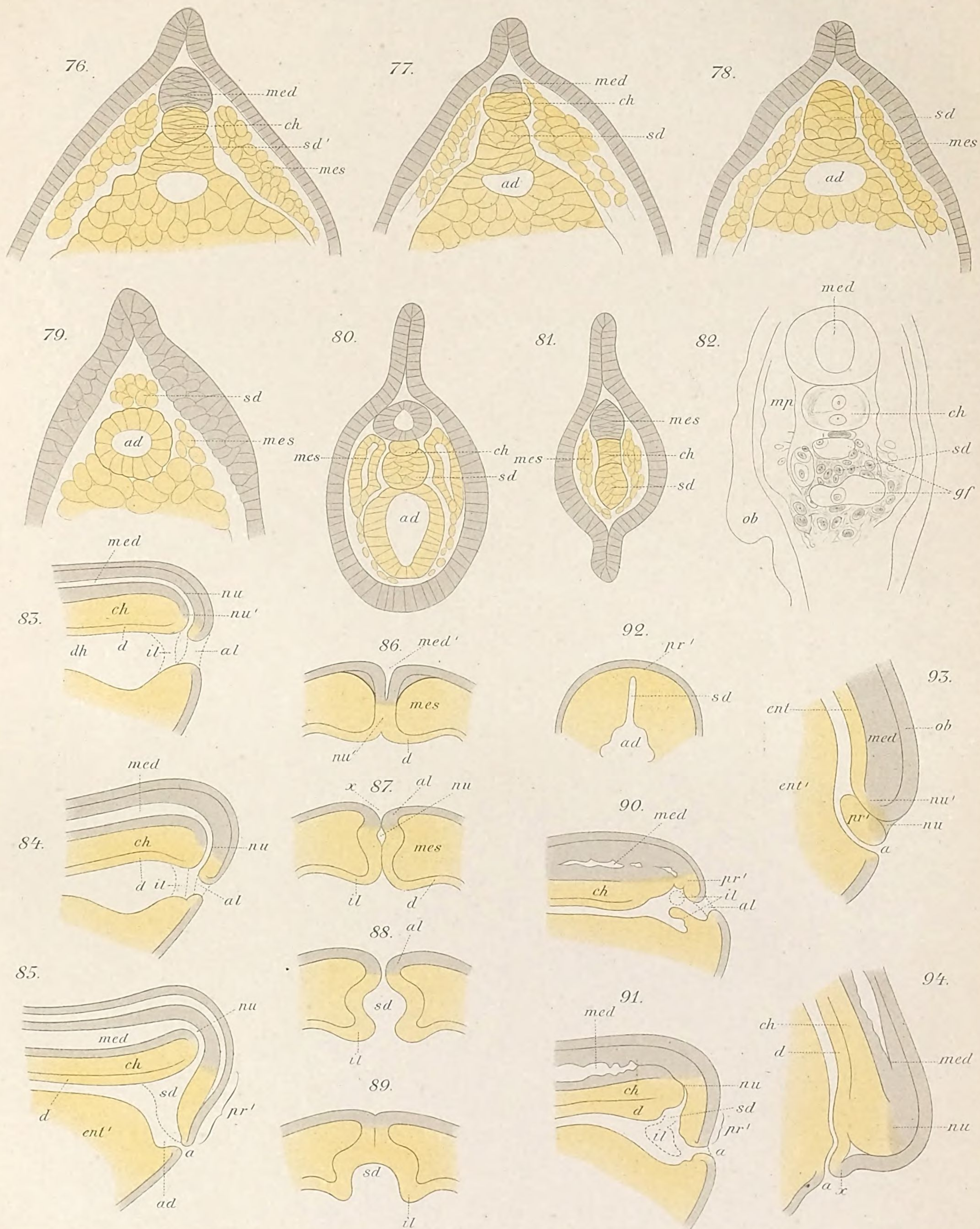


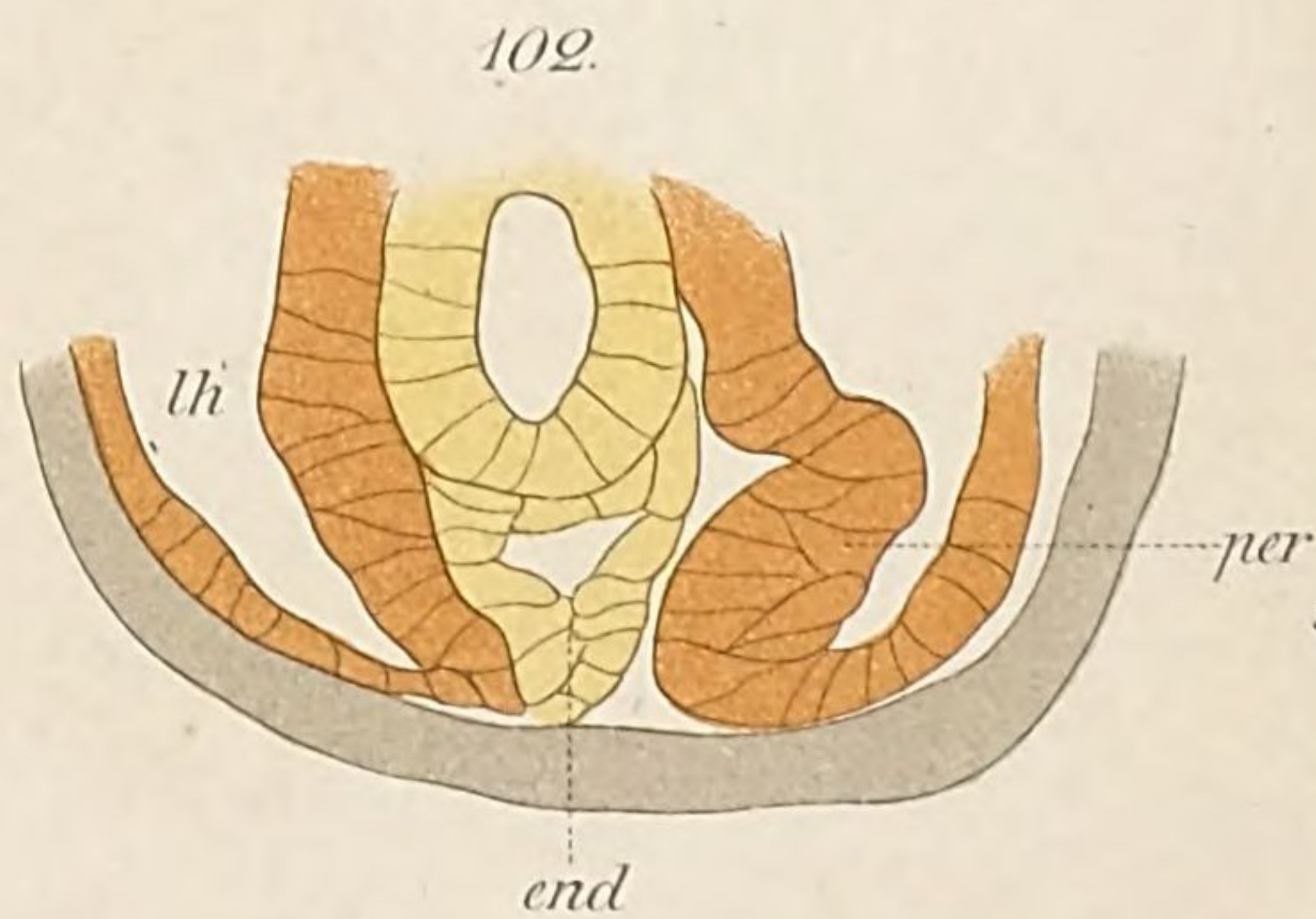
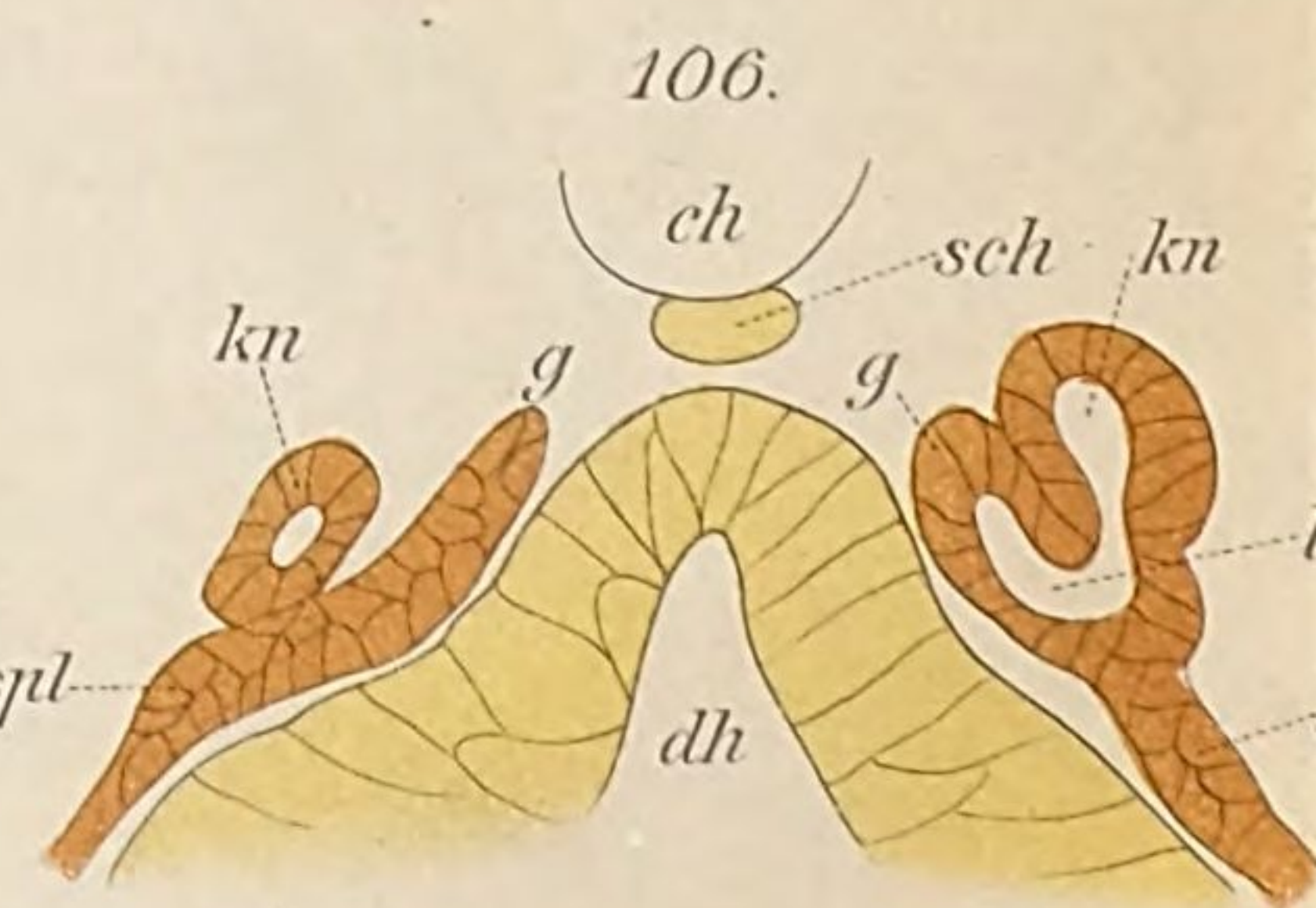
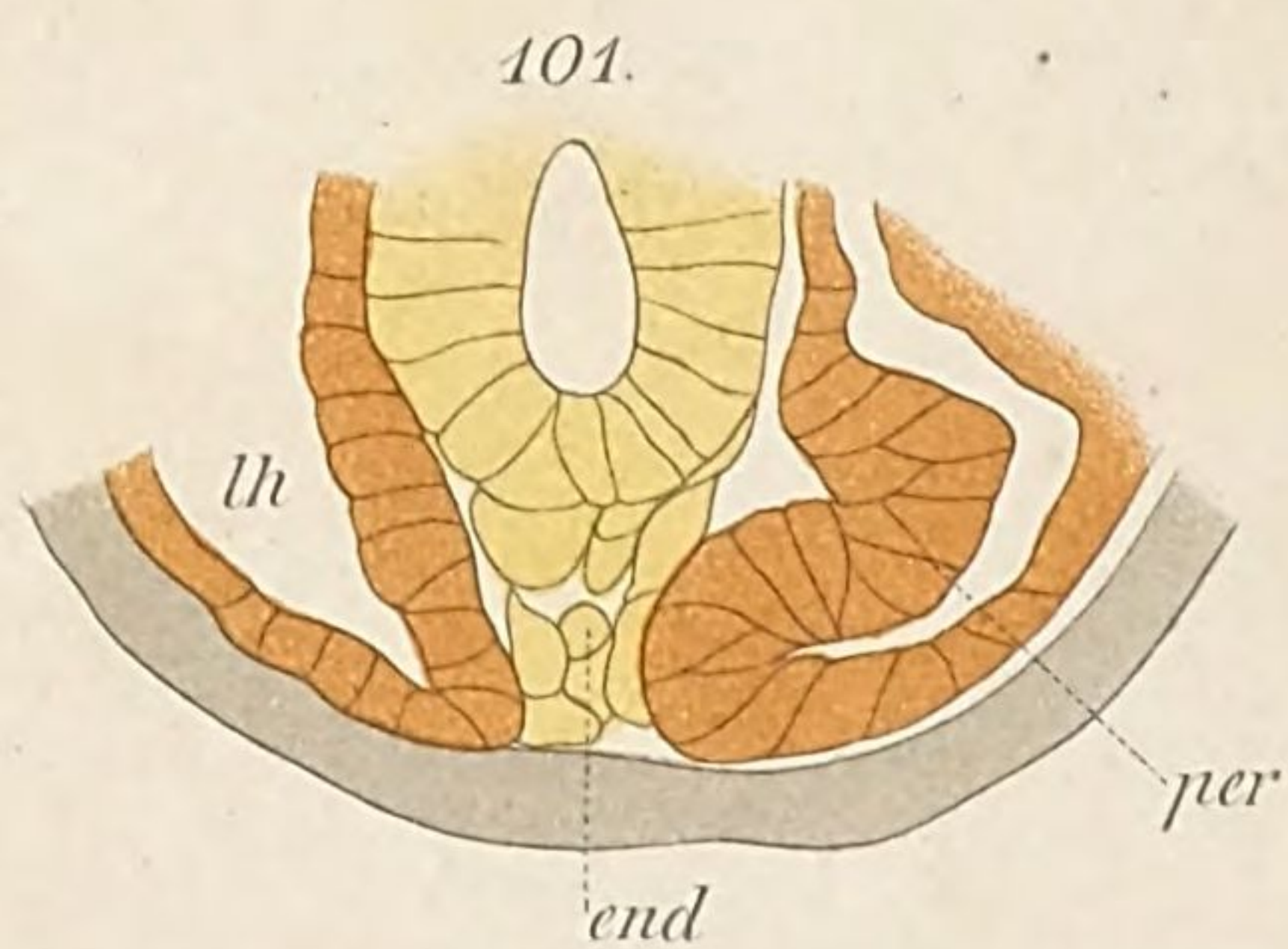
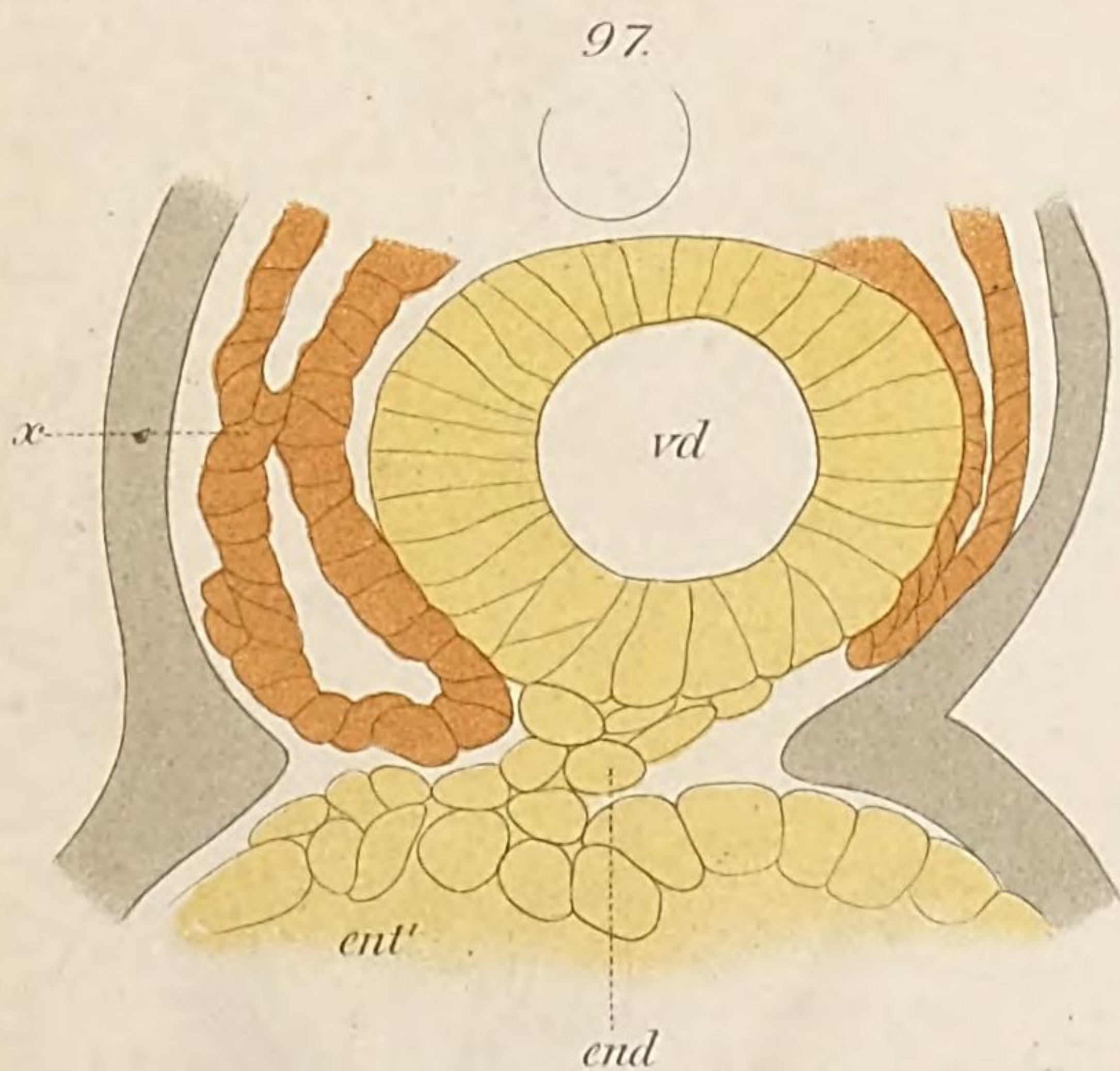
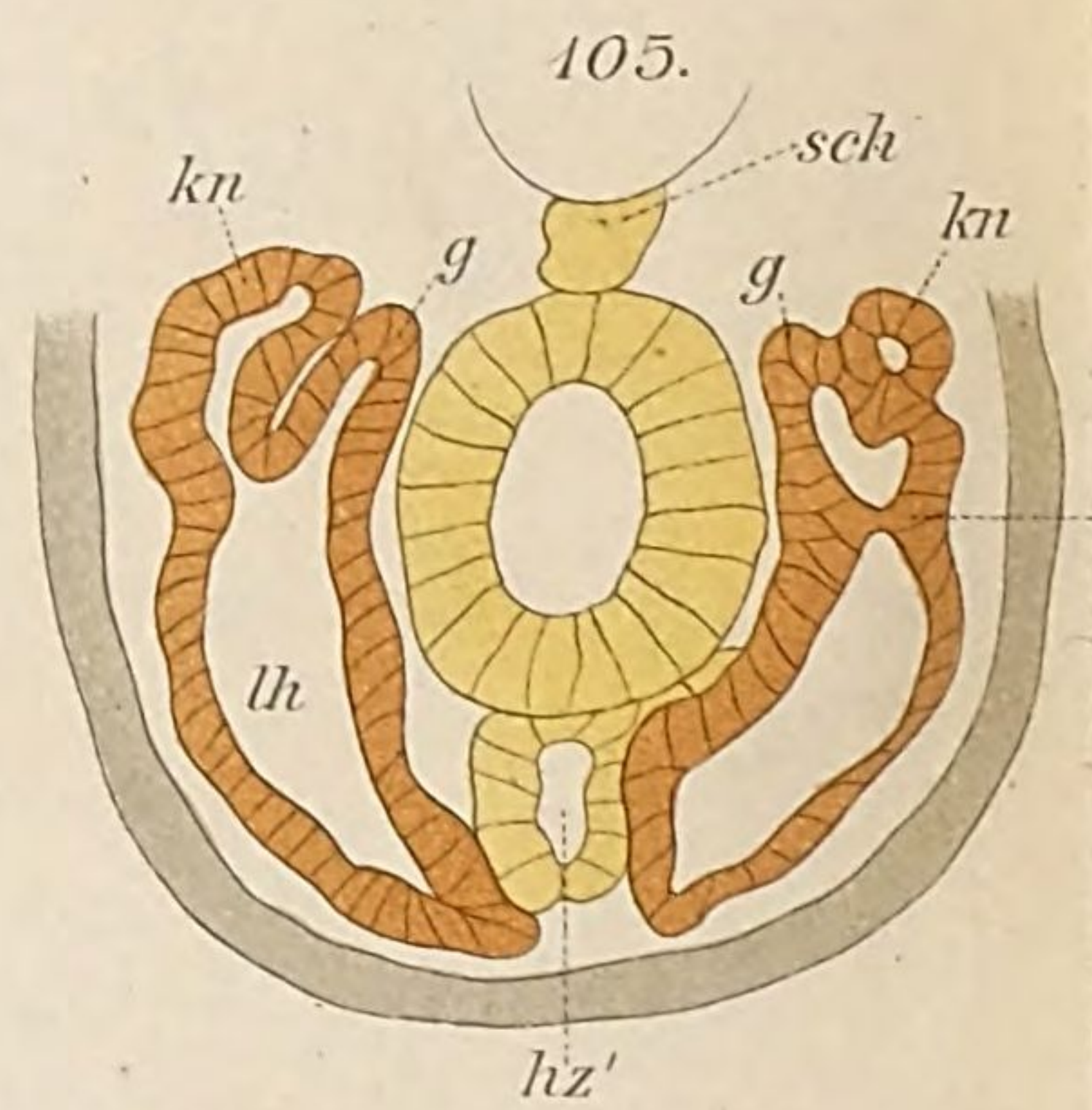
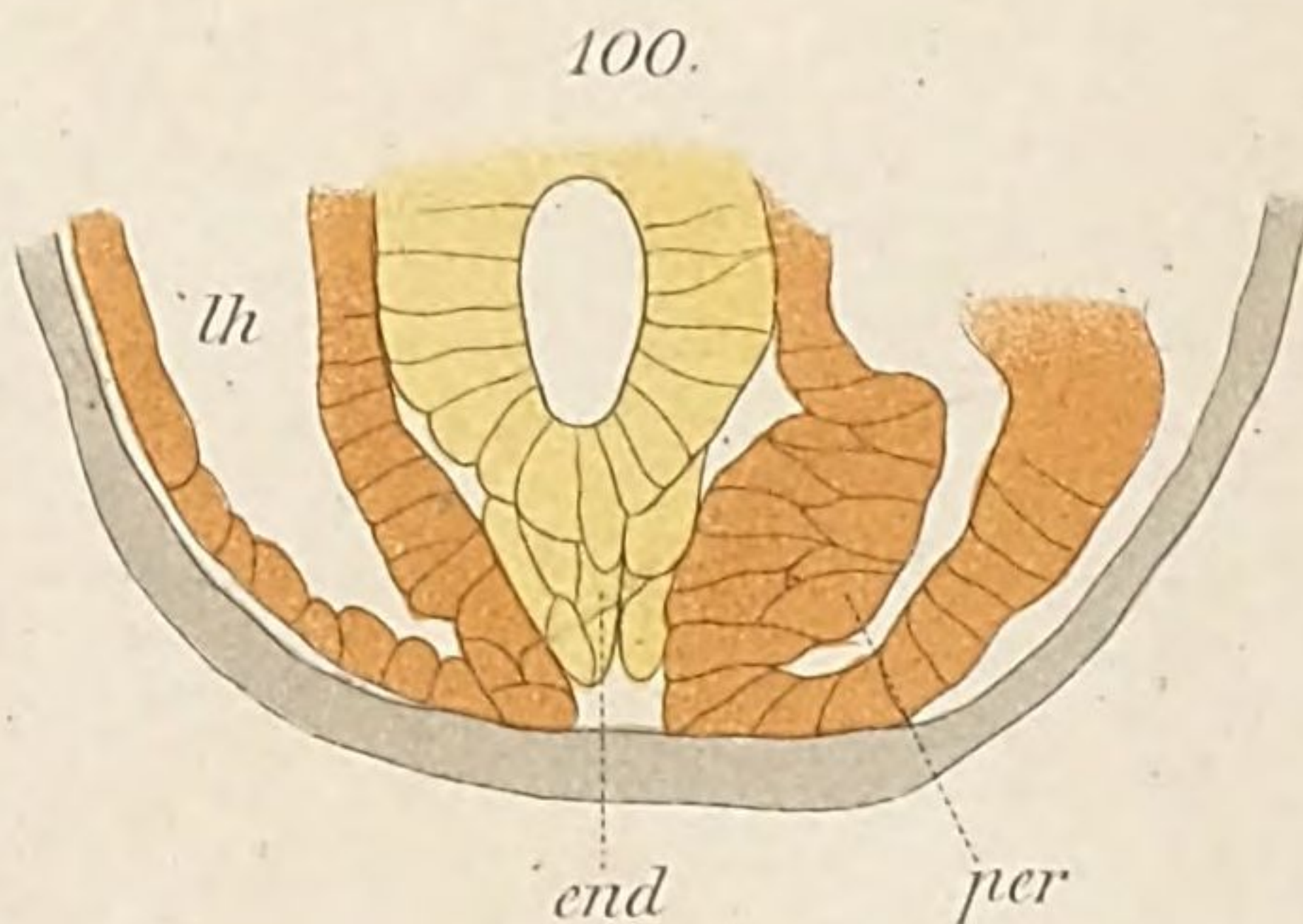
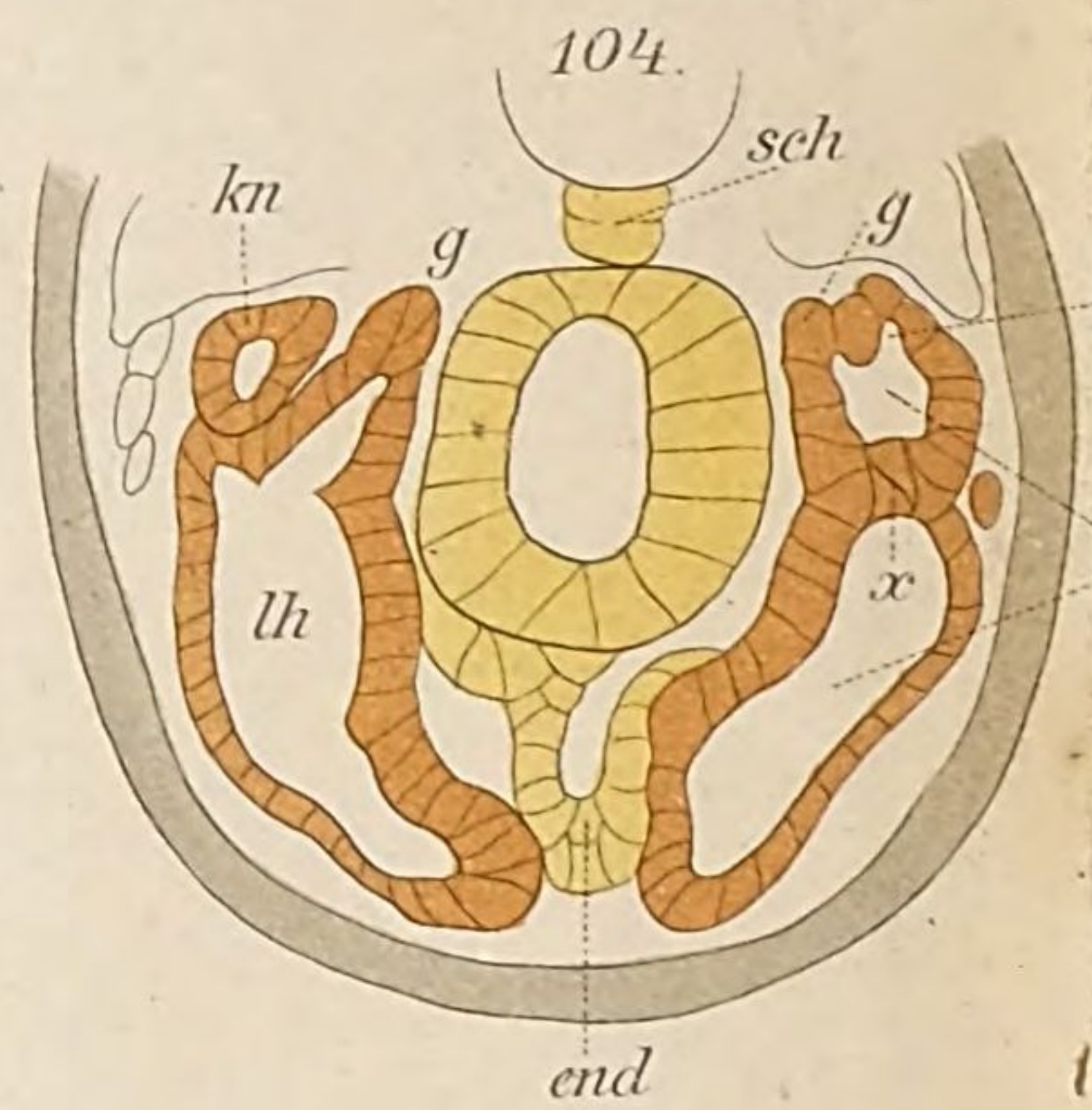
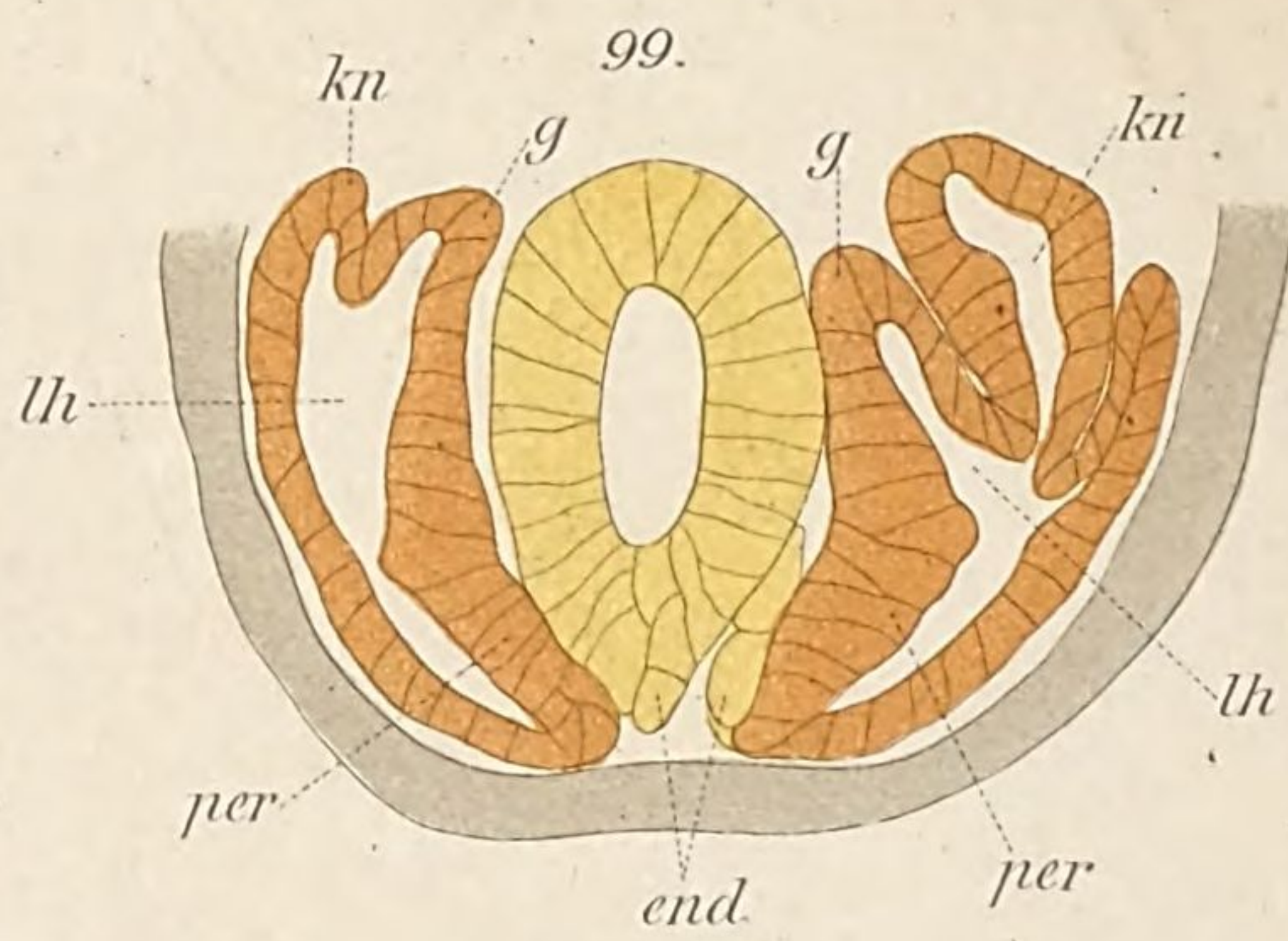
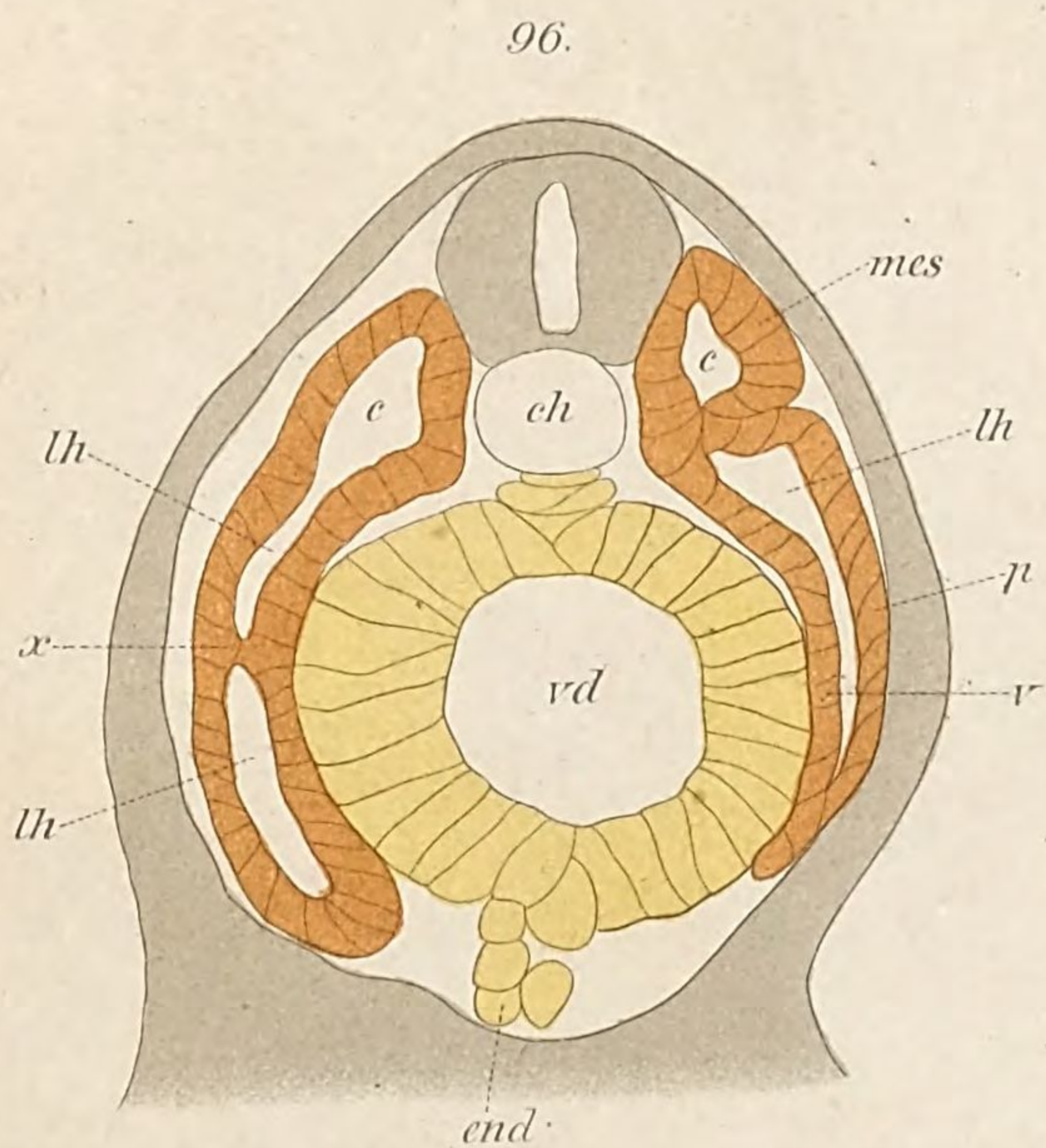
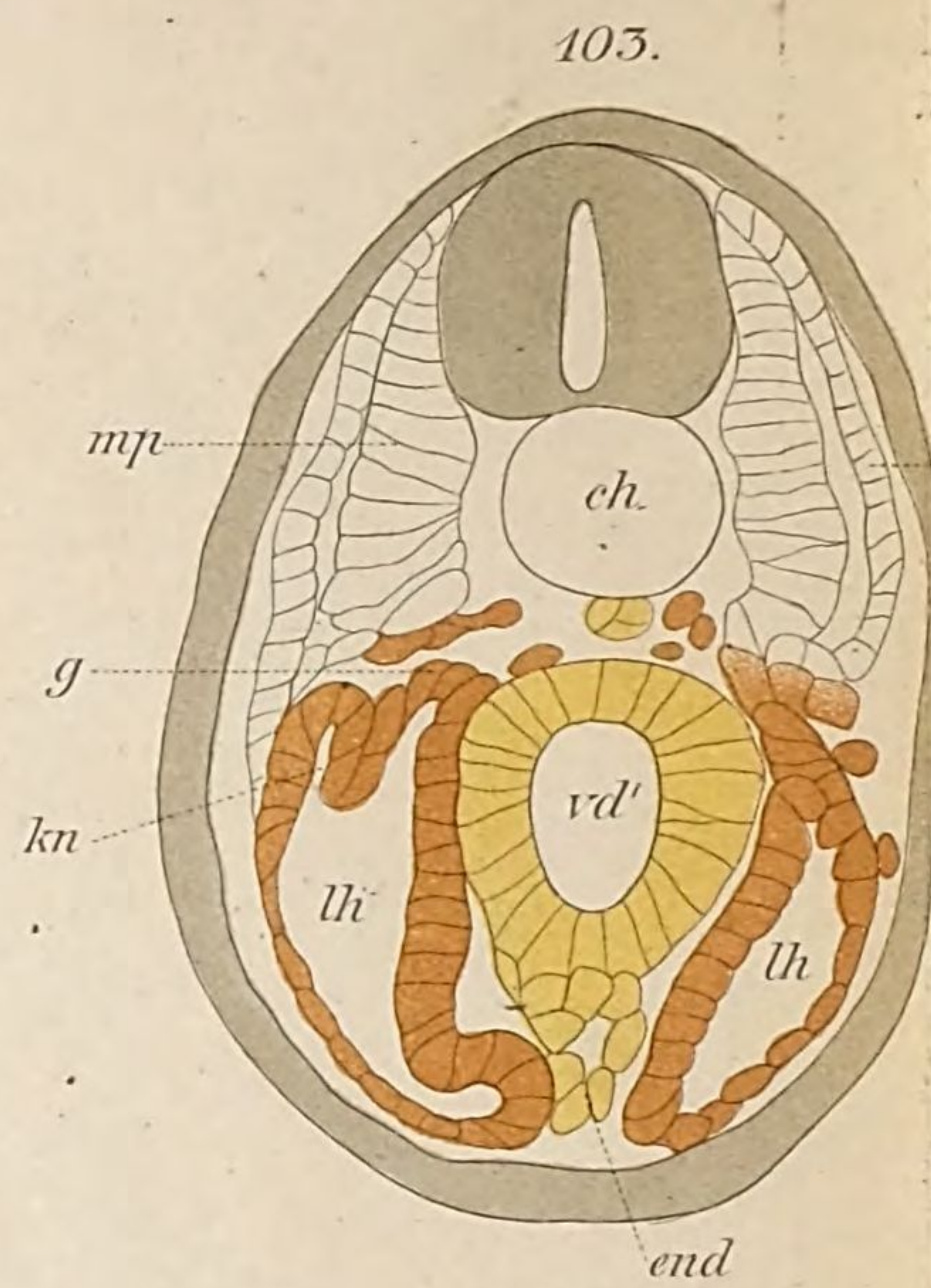
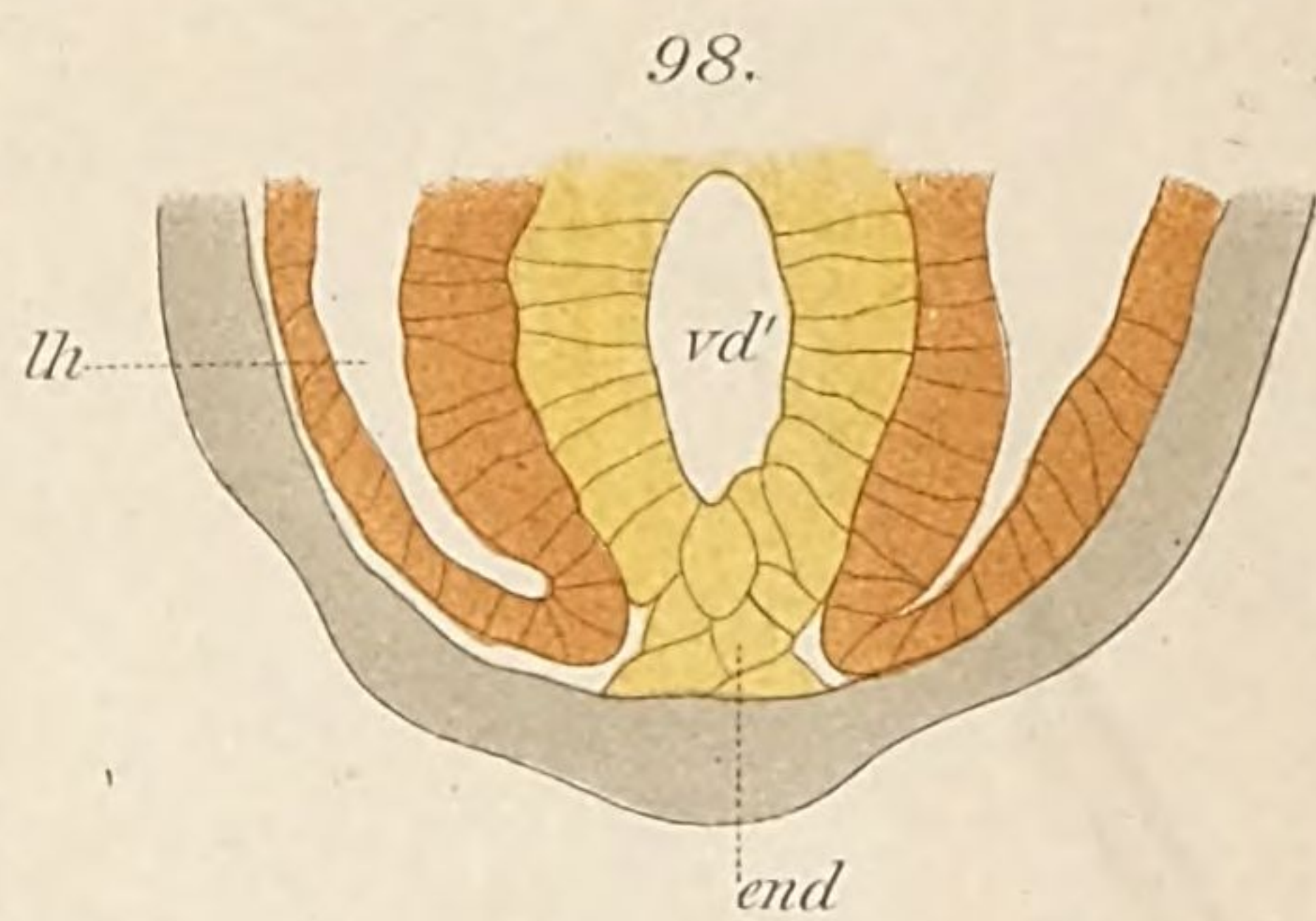
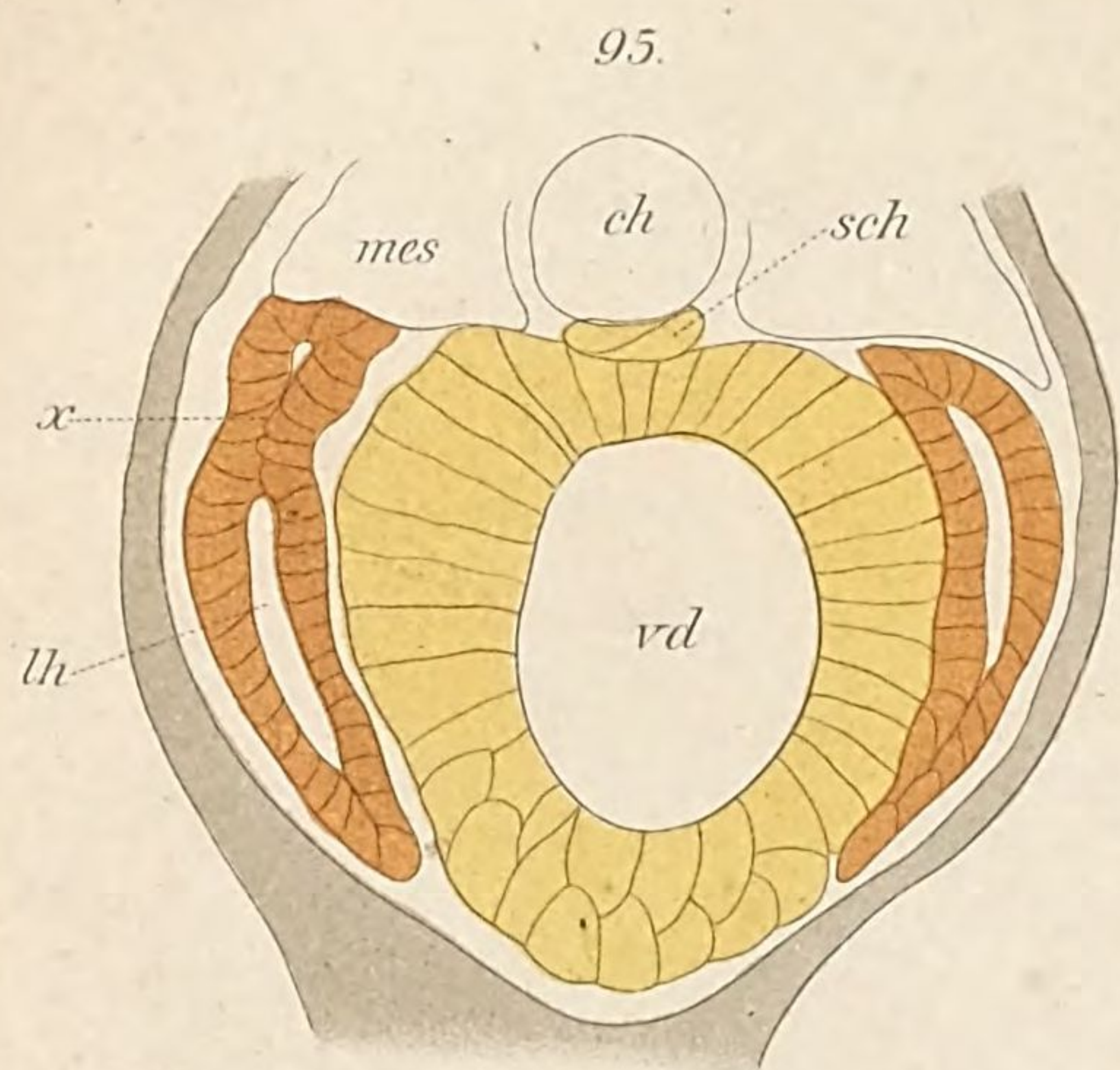




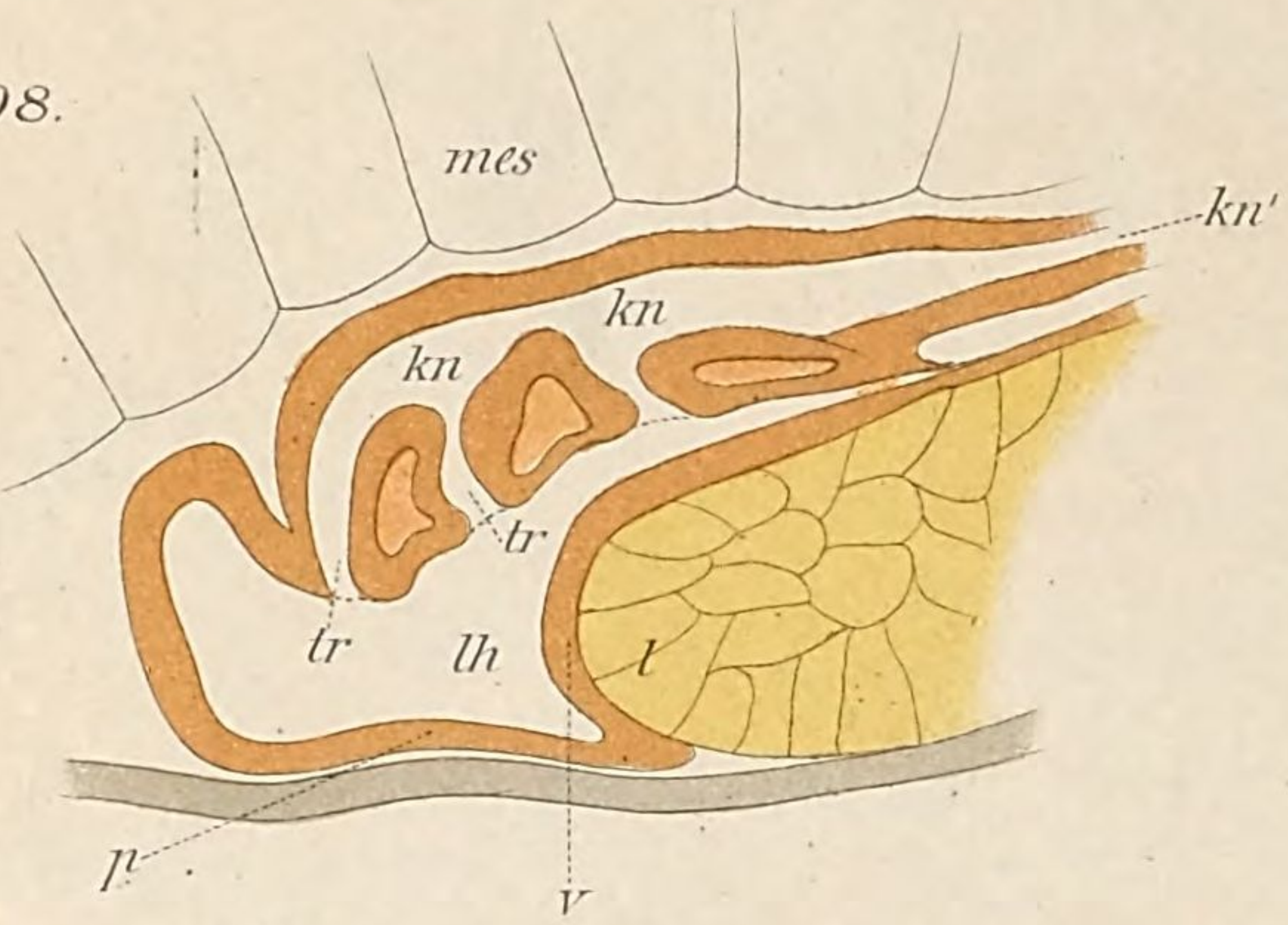




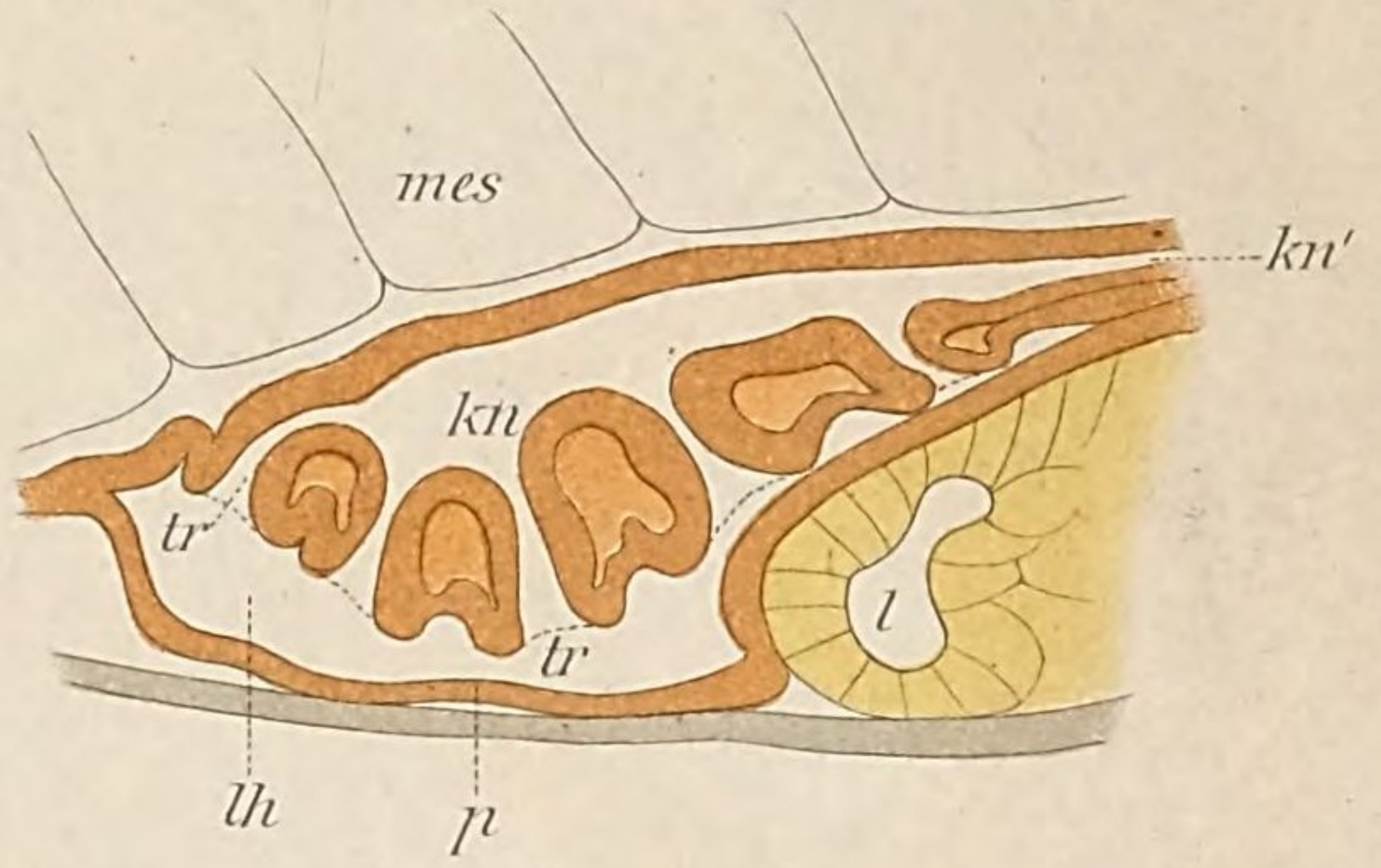




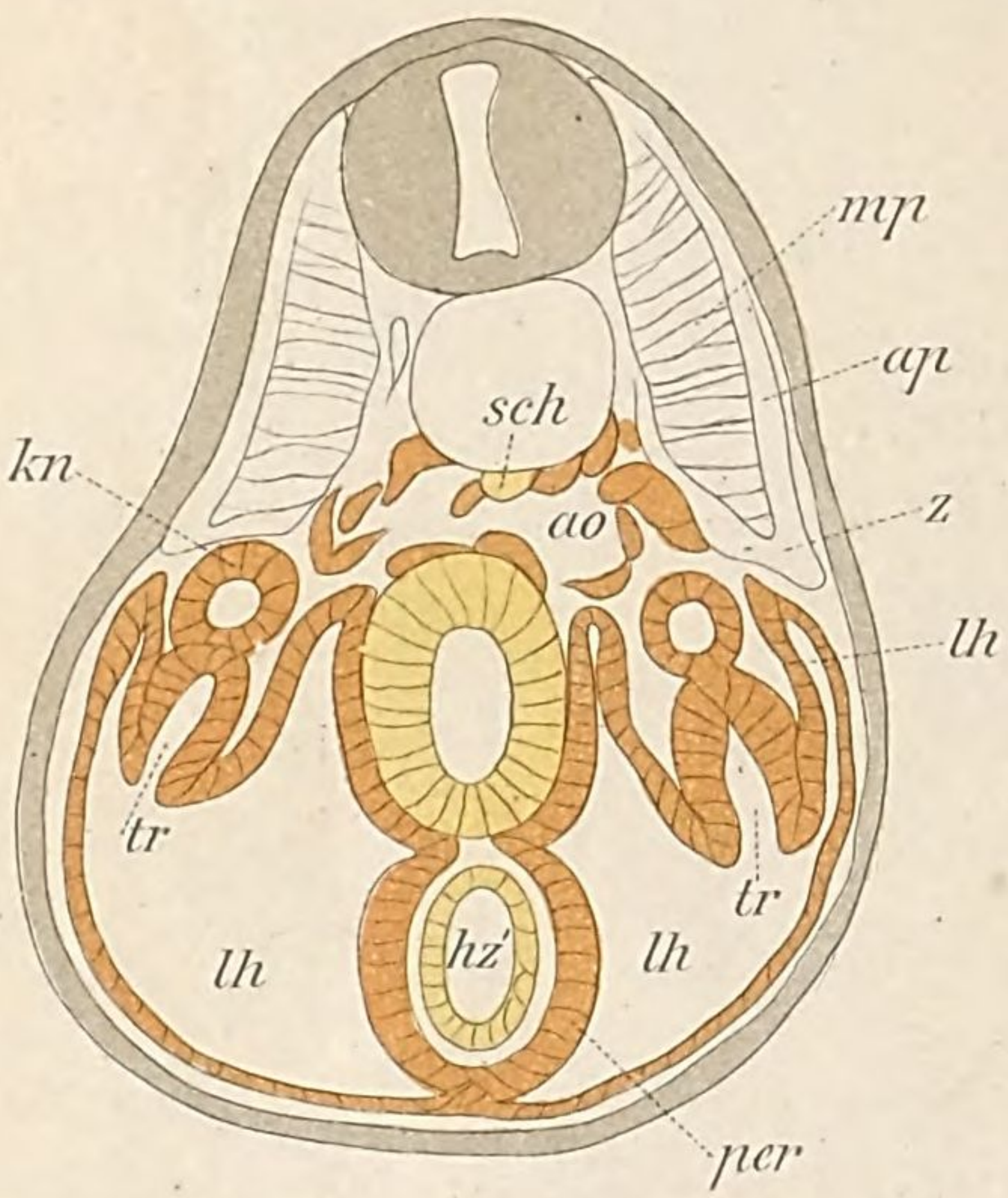
108.



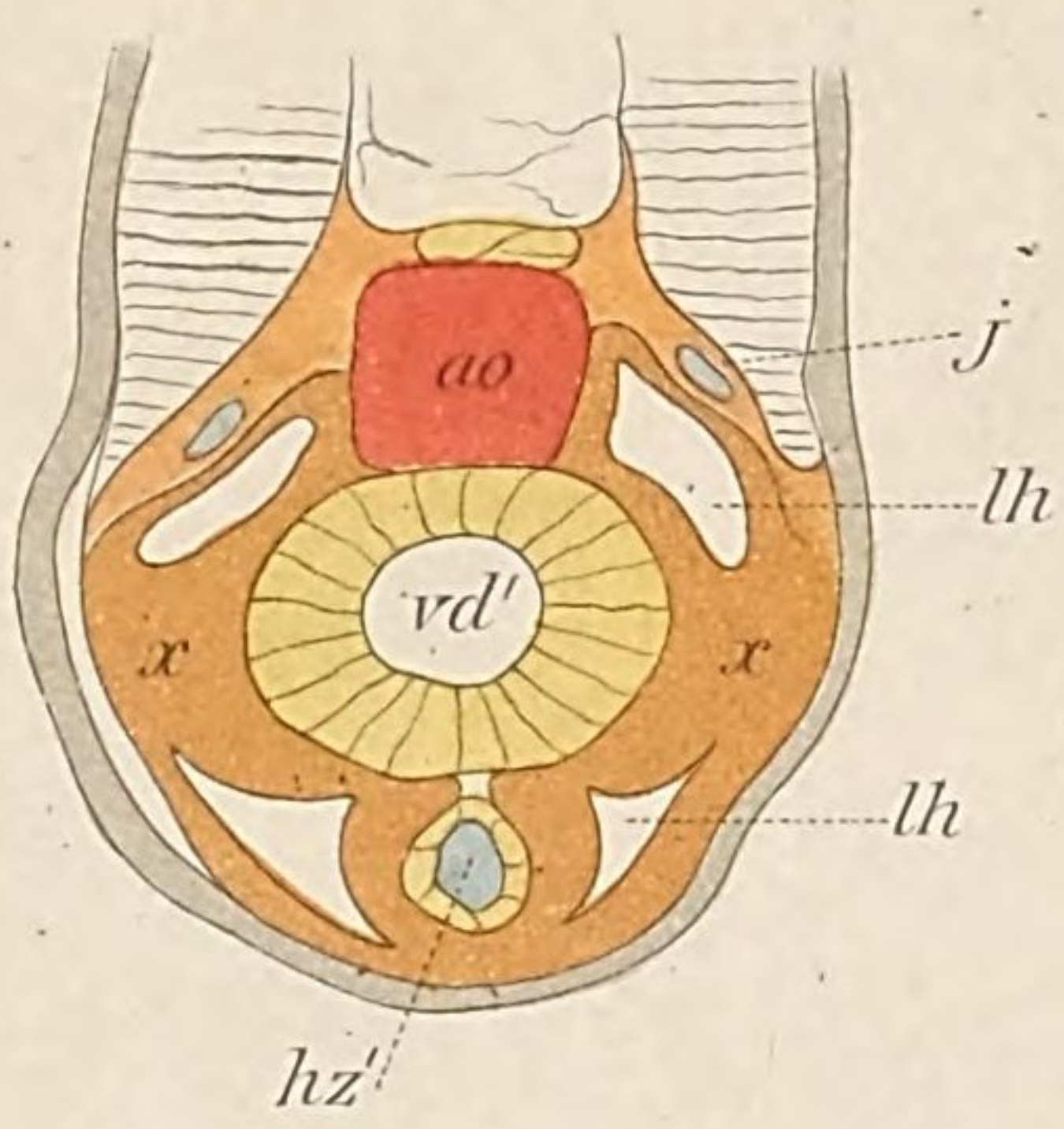
109.



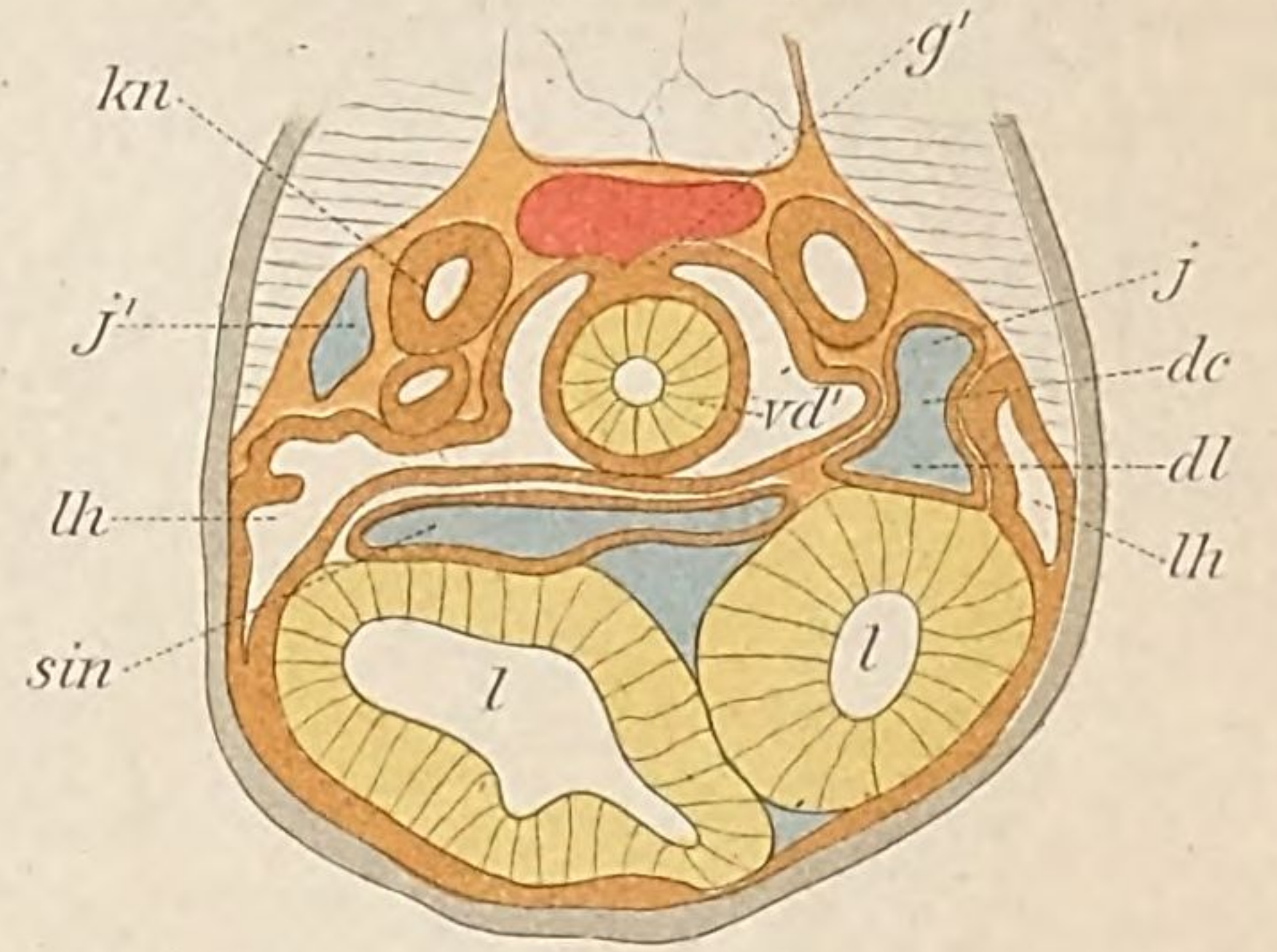
110.



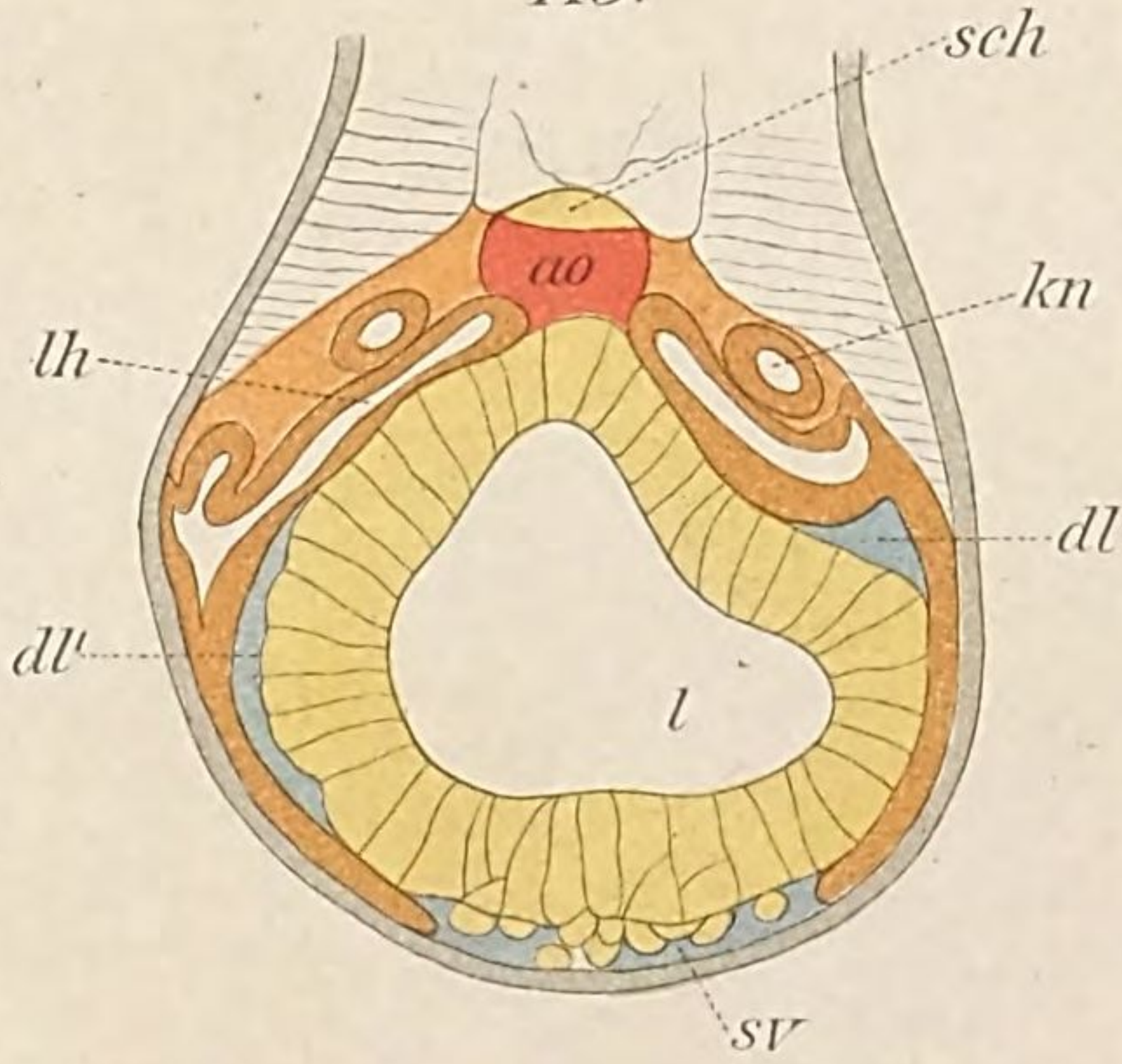
112.



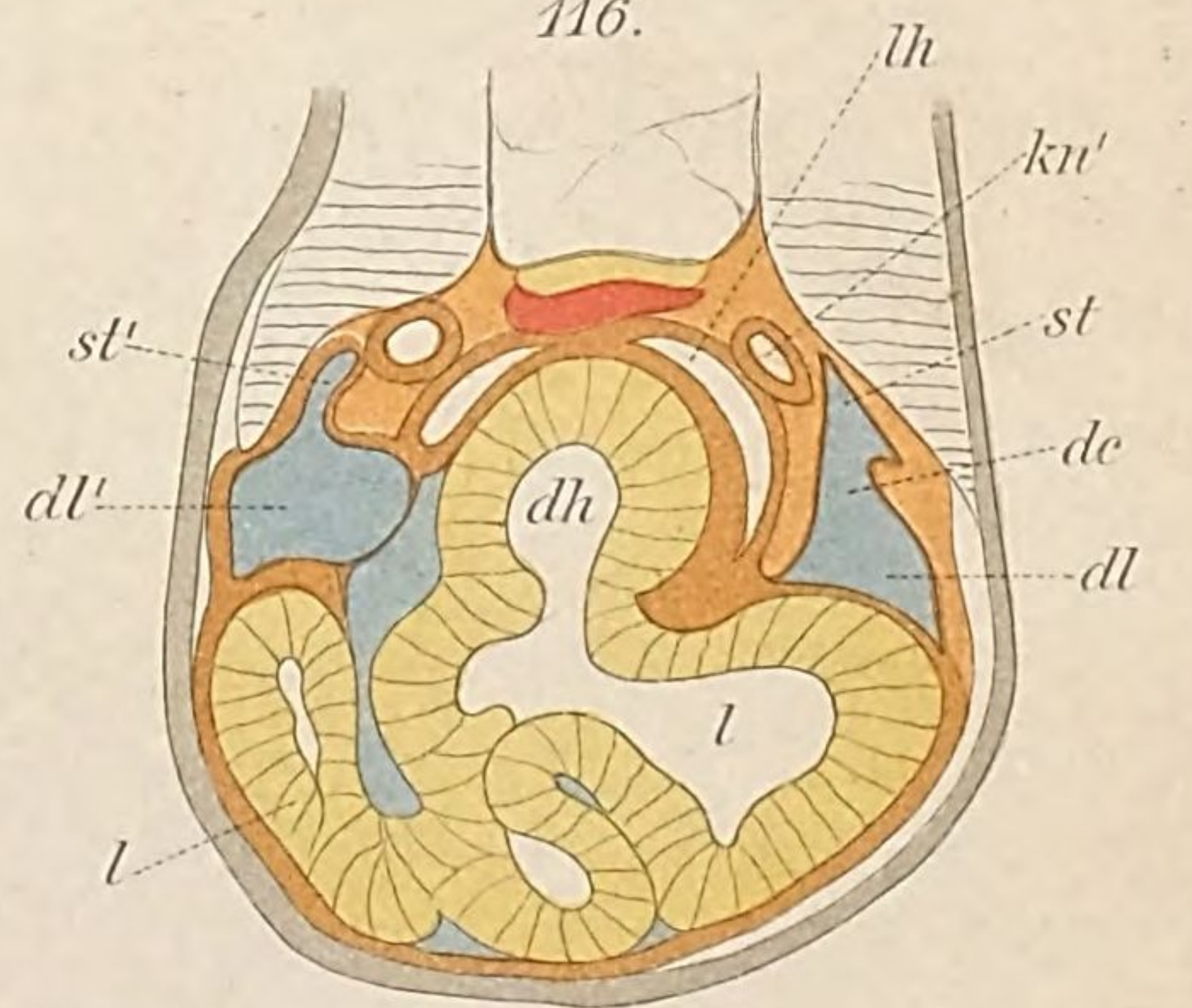
115.



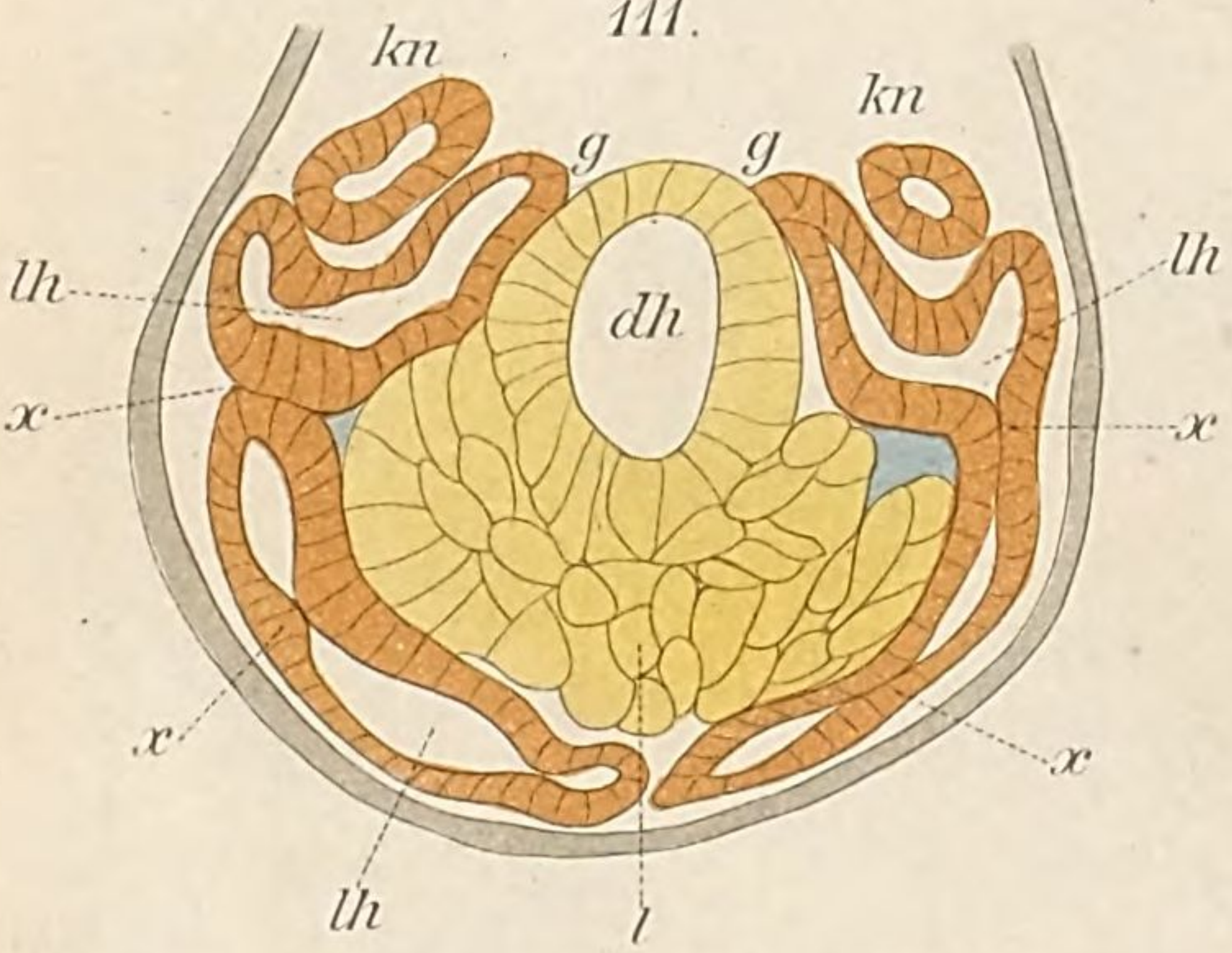
113.



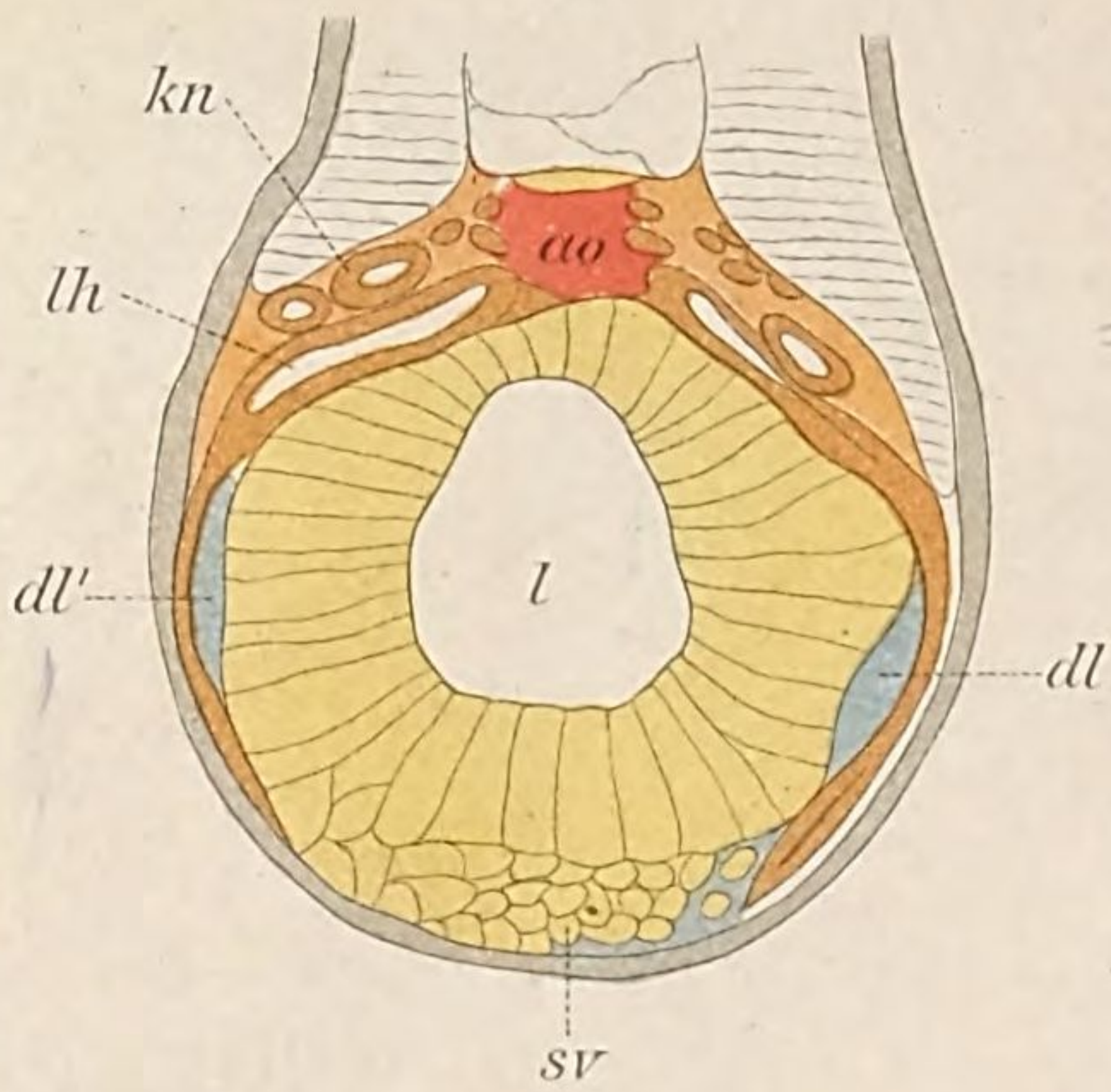
116.



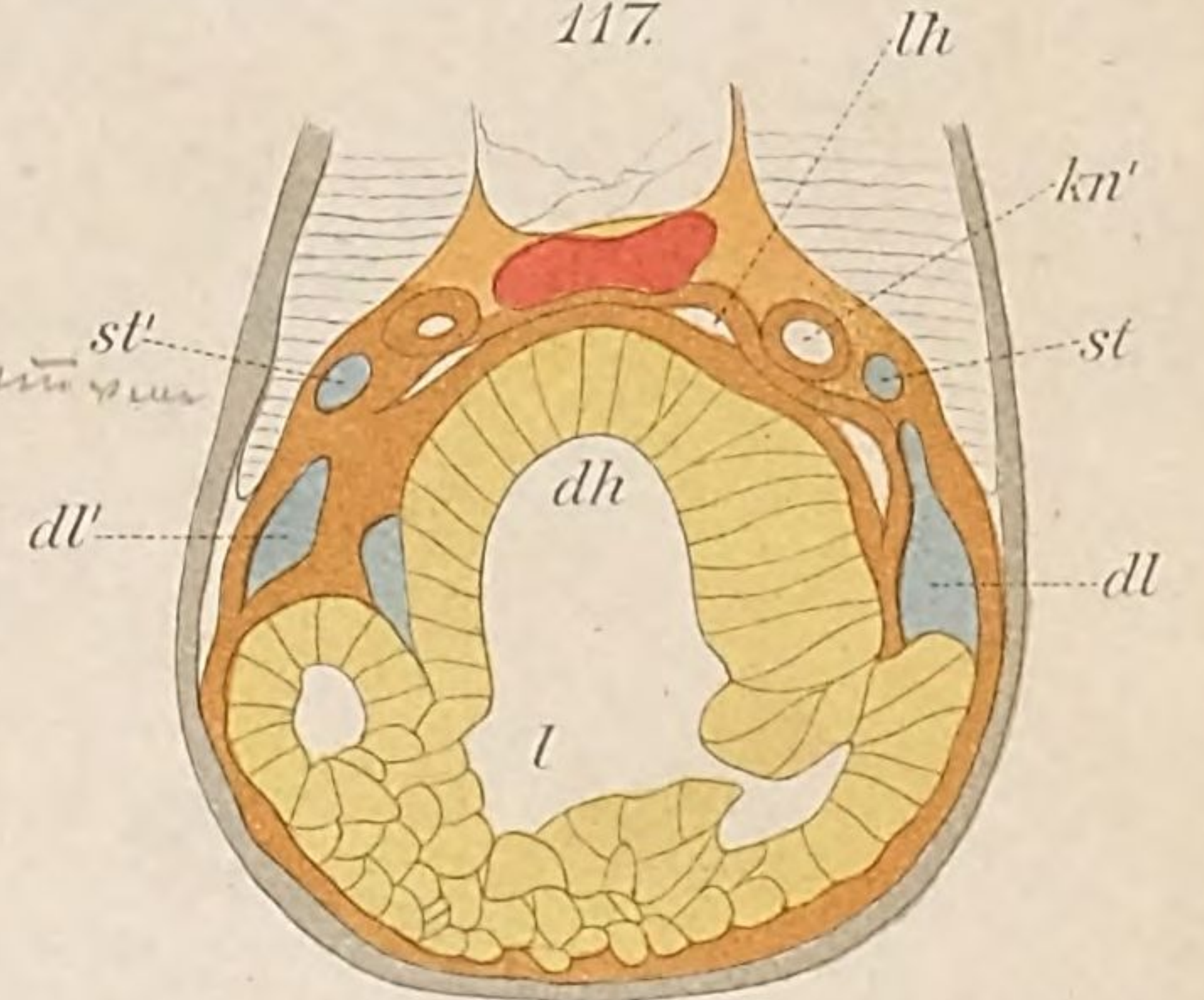
111.



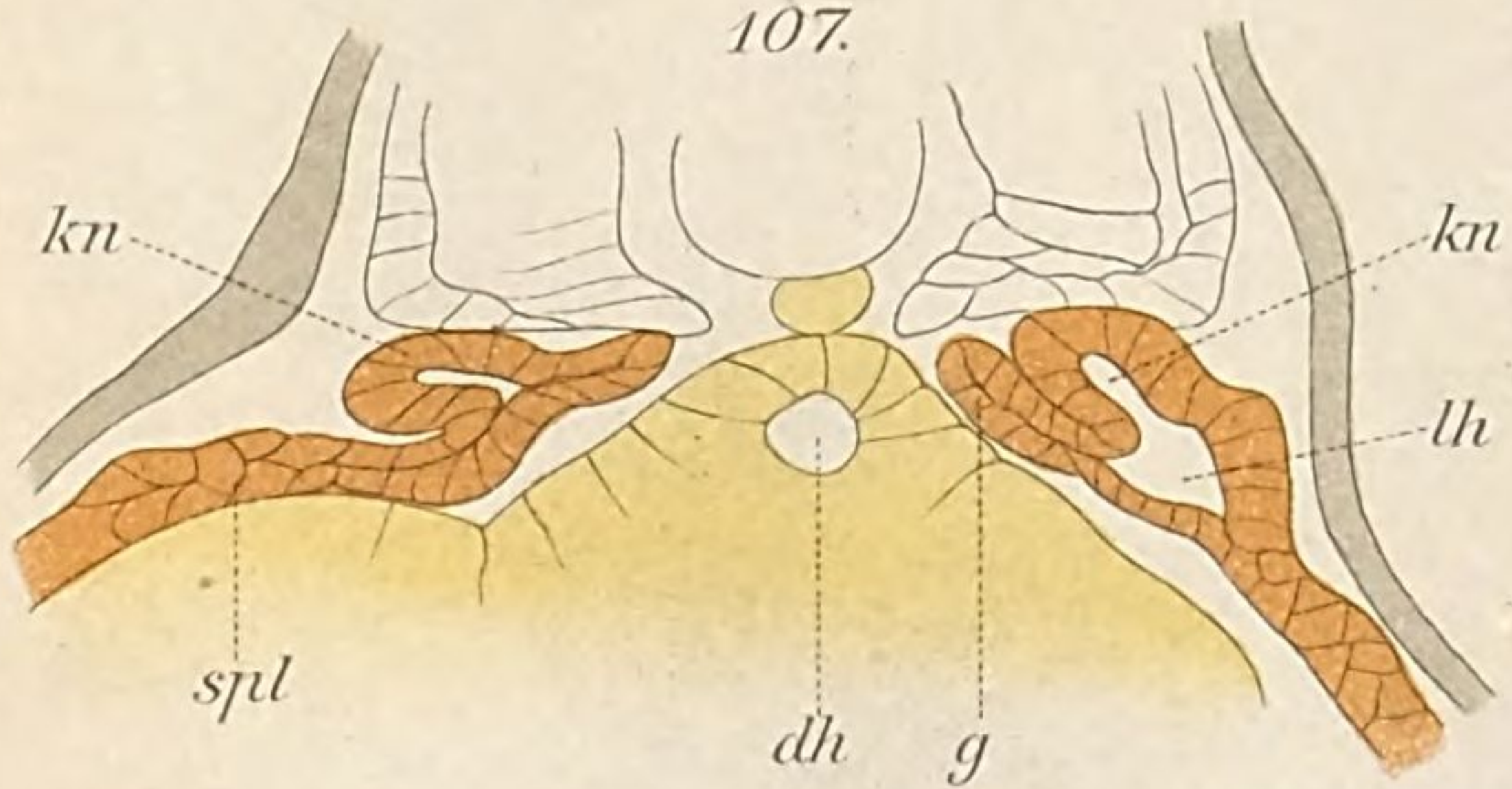
114.

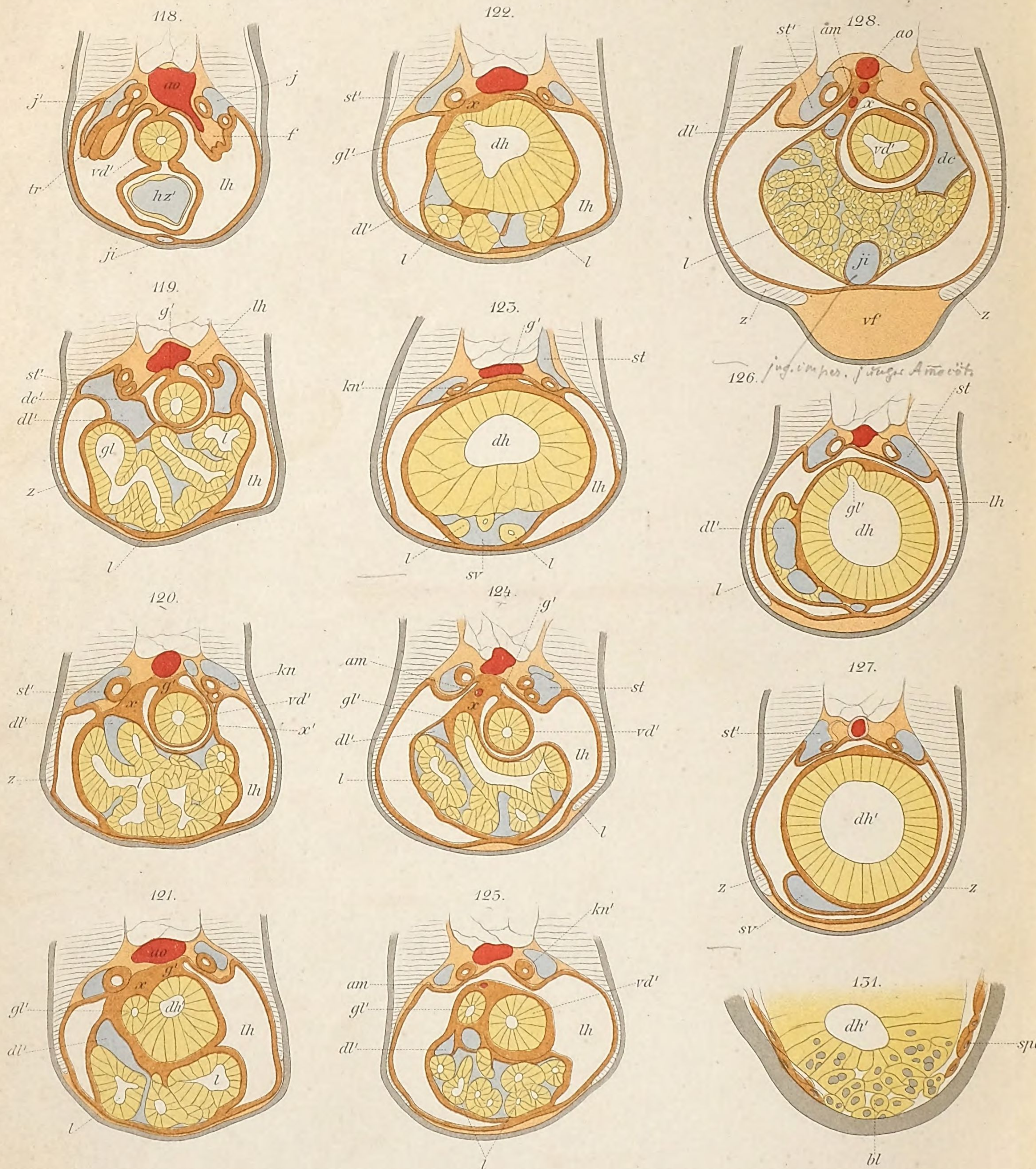


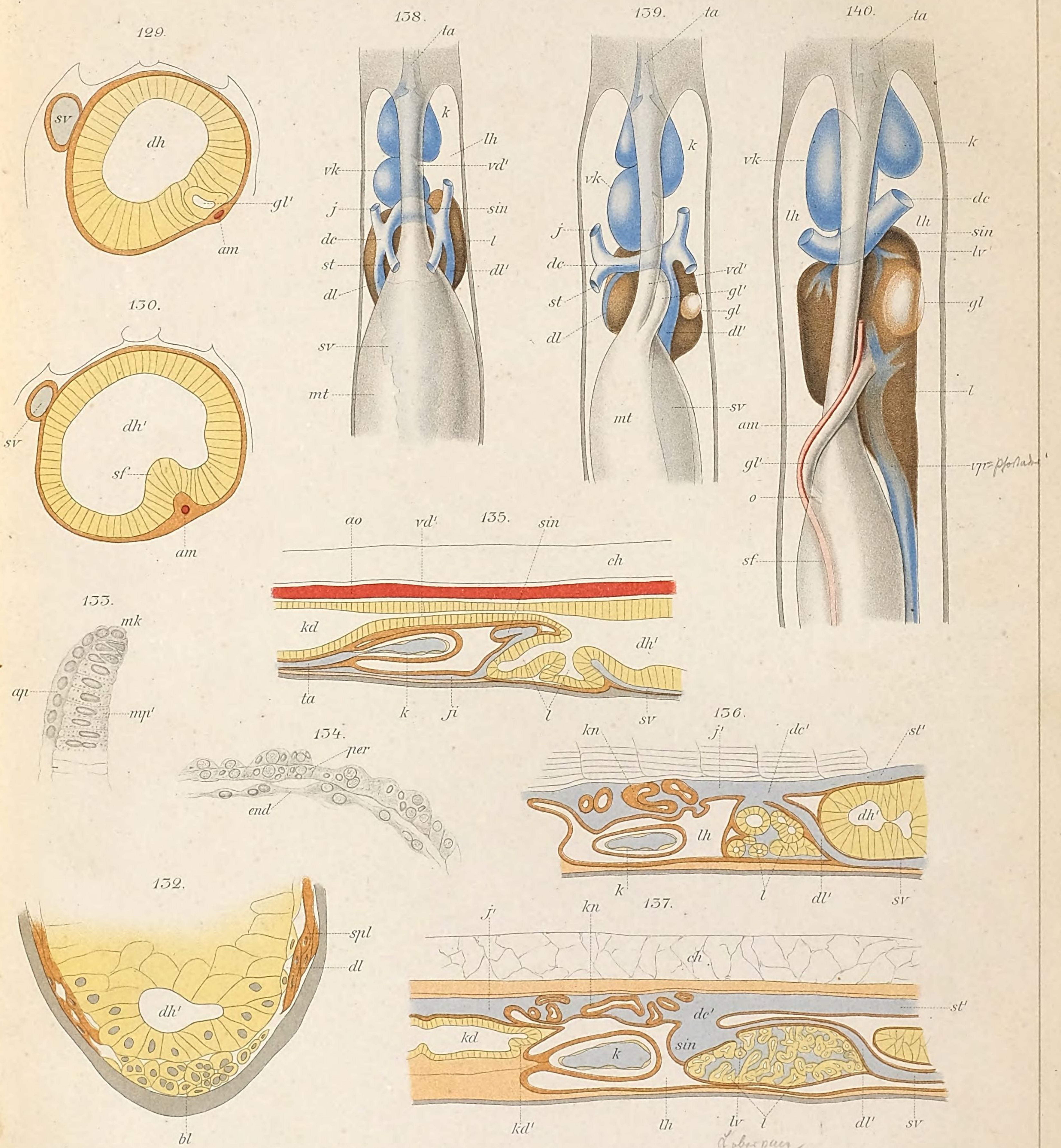
117.



107.







Goette, Alexander,

Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere

Bd.: 5

1890

4 Zool. 145 s-5

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11532595-8